ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE



CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER



NEUVIÈME SÉRIE

TOME XV

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1912





ESSAI
DE MORPHOLOGIE STOMACALE
EN FONCTION DU RÉGIME ALIMENTAIRE
CHEZ LES OISEAUX

Par A. MAGNAN

L'estomac des Oiseaux comprend deux parties : le ventricule succenturié et le gésier. Nous avons montré (1) que le régime alimentaire seul peut expliquer leurs variations. Cherchons à voir si l'étude morphologique de ces organes vérifiera les lois que nous avons énoncées ou apportera de nouveaux enseignements.

MORPHOLOGIE DU VENTRICULE SUCCENTURIÉ

A la suite de l'œsophage se trouve le ventricule succenturié qui est la véritable glande digestive de l'Oiseau. Le lobe gauche du foie, auquel il est relié par du tissu conjonctif, le recouvre plus ou moins. Rapidement on distingue deux types de ventricule.

1) le type fluet, en forme de tonnelet ou de fuseau ;

2) le type volumineux, constitué par une poche très dilatable.

Voyons, suivant les différents régimes, quelle est la forme qui prédomine.

Omnivores (*Canards*...) (2). — Le ventricule des Omnivores, tels que les Canards, est à peine perceptible ; il est généralement

(1) Magnan, Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux. *Coll. de Morph. dyn.* Hermann, Paris, 1911.

(2) Magnan, Documents relatifs à l'alimentation naturelle des Oiseaux, Paris, Hermann, 1911. Nous y indiquons que les Omnivores de ce groupe sont plus ou moins herbivores. L'étude de l'estomac ne nous a pas permis de distinguer de différences entre les divers individus.

très long, mais de largeur excessivement réduite, à tel point que chez le Carolin (1) (*Aex sponsa.* L.), il se distingue à peine de l'œsophage. Chez ce dernier, le ventricule ouvert montre 5 gros

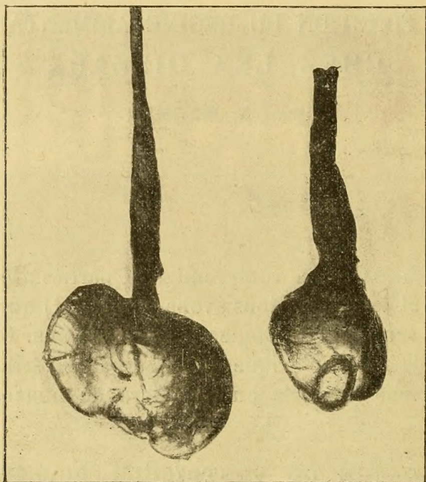


Fig. 1. — 1, Canard carolin. *Aex sponsa.* L. (omnivore). réd. 1/3; 2, Souchet, *Spatula clypeata.* Briss. (omnivore réd. 1/3.

replis blanchâtres, gluants, séparés par des dépressions rougeâtres. Il mesure 4 centimètres de long sur $1^{cm},6$ de large.

Signalons comme forme similaire :

Le Morillon (2) (*Fuligula cristata.* Leach), dont le ventricule a 4 centimètres de long sur $2^{cm},4$ de large, avec des replis peu nets.

Le Pilet (3) (*Dafila acuta.* L.) à ventricule possédant 4 plis longitudinaux dont 3 gros et 1 petit, et mesurant $3^{cm},8$ de long sur $1^{cm},9$ de large.

La majorité des Canards ont un ventricule identique. Cependant le ventricule du Siffleur (4) (*Mareca penelope.* Leach) est

(1) Nous donnerons en note le poids total de chaque oiseau décrit : Carolin, 395 gr. 20.

(2) Morillon, 501 gr.

(3) Pilet, 779 gr. 50.

(4) Siffleur, 448 gr.

plus gros que celui de ses congénères. Il est séparé du gésier par un léger étranglement. Granuleux et sans replis, il mesure 3 centimètres de long sur $2^{cm},5$ de large. Les ventricules des autres Canards étudiés présentent les dimensions suivantes :

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule succenturié.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Canard sauvage (*Anas boschas*. L.)......	1 205	4,0	3,0
Milouin (*Æthya ferina*. L.)...............	832,20	4,5	2,5
Oie (*Anser ferus*, Schæff.)................	2 342	5,0	6,0
Souchet (*Spatula clypeata*. Briss.)........	342	3,2	1,5
— —	325	3,0	1,5
Sarcelle (*Querquedula circia*. L.).........	386,50	2,0	1,5

Le Nandou (1) (*Rhea americana*. L.) a une forme de ventricule qui s'écarte sensiblement de celle des Canards. A l'œsophage, peu large, fait suite une masse sphérique qui paraît rejetée sur le côté. Cette masse est très dure. A sa suite vient un tube cylindrique qui s'élargit au fur et à mesure qu'il se rapproche du gésier. Ouvert, ce ventricule mesure $8^{cm},2$ de long sur $11^{cm},2$ dans sa plus grande largeur. La masse indurée, qui paraît alors hémisphérique, se montre comme une excroissance de la partie supérieure du ventricule. Son cercle de base est blanchâtre et comme criblé de petits trous d'aiguilles dans la partie centrale ; il a 3 centimètres de diamètre.



Fig. 2. — Nandou. *Rhea americana*. L. (omnivore), réd. 1/3.

(1) Nandou, 10 555 gr.

Sectionné dans son épaisseur, cet hémisphère ressemble à un rein coupé. Sa partie périphérique est moins rouge que le centre. On y remarque de nombreux canaux blanchâtres très fins se réunissant pour former de gros canaux qui mesurent à leur extrémité 1 millimètre de diamètre et se rassemblent dans un bassinet. Cette demi-boule a nettement l'aspect d'une glande. Tout le reste du ventricule est formé par une série de replis très gros, striés transversalement. Son épaisseur atteint alors 3 millimètres.

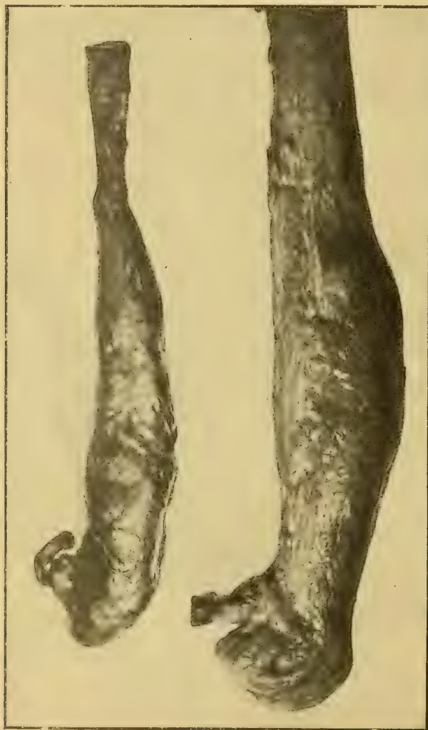


Fig. 3. — 1, Pélican. *Pelecanus rufescens*. Gm. (Piscivore), réd. 1/2; 2, Pingouin du Cap. *Spheniscus demersus*. L. (Piscivore), réd. 1/3.

Piscivores. — Le ventricule type de ce groupe est volumineux. Épousant la forme des poissons dont ces Oiseaux se nourrissent, il est long et gros.

Le Pélican (1) (*Pelecanus rufescens*. Gm), que nous pouvons donner comme modèle, a un ventricule énorme ; il n'existe pas de séparation entre lui et le gésier. Sa forme est celle d'un matras très allongé dont le col constituerait l'œsophage. Ouvert,

(1) Pélican, 3 334 gr.

il mesure 12 centimètres de long sur 11 centimètres de large. Il est entièrement lisse intérieurement et excessivement mince. La partie qui avoisine le gésier est un peu foncée et légèrement granuleuse.

Le Pingouin du Cap (1) (*Spheniscus demersus*. L.) a un ventricule identique de 7 centimètres de long sur 7 centimètres de large ; la différence est dans l'épaisseur, qui atteint 5 millimètres.

C'est chez le Puffin (2) (*Puffinus anglorum*. Gm.) que j'ai trouvé le ventricule le plus long. Il mesure 11^{cm},3 de long sur 3^{cm},2 de large. De plus, il s'enroule autour du gésier, qui se trouve ainsi entouré en partie du ventricule comme d'un anneau. Peu épais, il présente de nombreux replis longitudinaux qui se distinguent de ceux de l'œsophage par des striations transversales. Voici les dimensions des ventricules de Piscivores identiques à ceux que nous venons de décrire :

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Harle (*Merganser serrator*, L.).........	770	3,5	5,0
Macreuse (*Œdemia fusca*. L.)..........	1 110	6,0	4,0
Guillemot (*Uria troile*. L.)..........	621,5	3,5	2,8
Macareux (*Fratercula arctica*. L.).....	300	2,0	3,0

A côté de ce type général de ventricule, je citerai celui de la Mouette (3) (*Larus ridibundus*. L.), qui est très massif. Aussi gros que le gésier dont un étranglement très net le sépare, il mesure 9 millimètres de long sur 3^{cm},5 de large. Il est peu épais et granuleux.

La partie inférieure de l'œsophage, lorsque la proie arrive, se dilate et fait ainsi mécaniquement fonction de ventricule.

Nous citerons encore :

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Mouette (*Larus ridibundus*. L.)........	230	1,4	2,6
— —	220	1,1	2,7
Goéland (*Larus argentatus*. Brunn.)....	806,5	2,2	4,1
— —	693	2,0	4,5

(1) Pingouin du Cap, 2 944 gr.
(2) Puffin, 305 gr. 50.
(3) Mouette, 205 gr. 60.

Goeland (*Larus canus*, L.)	290	2,2	3
Sterne (*Sterna minuta*. L.)	59	0,6	1,7

Carnivores. — Le ventricule des Carnivores se distend assez facilement; aussi a-t-il tantôt la forme volumineuse, tantôt la forme courte, suivant que ces Oiseaux se nourrissent de morceaux de viande ou de proies entières. En général il est assez long et plus ou moins en forme de fuseau; il présente souvent un étranglement près du gésier. Une forte musculature le rend parfois épais; à l'intérieur, de gros replis longitudinaux le sillonnent, replis qui servent évidemment à en augmenter la surface sécrétante.

Nous pouvons prendre comme type le Caracara (1) (*Polyborus tharus*. Mol.) dont le ventricule en forme de fuseau s'effile à la partie supérieure pour se continuer sans démarcation avec l'œsophage. Il est séparé du gésier par un étranglement très net. Fendu longitudinalement et étalé, il mesure 2^{cm},4 de long et 3^{cm},2 de large. Intérieurement, il est de teinte rosée; on y remarque 3 replis en forme de bandes surélevées, de 4 millimètres de large, que séparent les uns des autres des creux de même largeur.

La Catharte (2) (*Catharista atrata*. Bartr.), l'Aigle doré (3) (*Aquila chrysaetus*. L.), le Vautour (4) (*Gyps fulvus*. Gm.) ont des ventricules identiques, mesurant respectivement 2^{cm},8 sur 4^{cm},2, 7^{cm},5 sur 4 centimètres, avec 6 gros plis, 8 centimètres sur 4^{cm},8 avec 5 replis.

L'Aigle bateleur (5) (*Helotarsus ecaudatus*. Daud.) a, par contre, un ventricule assez volumineux, difficile à délimiter extérieurement d'avec le gésier et l'œsophage dont la partie inférieure est très dilatable. Il mesure 3 centimètres de long sur 4^{cm},8 de large et montre intérieurement 6 gros replis, en forme de tuyaux d'orgue, d'environ 6 millimètres de large. Ces replis sont séparés par des creux contenant eux-mêmes un petit bourrelet, lequel continue certains replis du gésier.

(1) Caracara, 1209 gr.
(2) Catharte, 1702 gr.
(3) Aigle doré, 3712 gr.
(4) Vautour, 7269 gr.
(5) Bateleur, 2095 gr.

La Crécerelle (1) (*Tinnunculus alaudarius.* Gm.), qui se nourrit de mulots, offre un ventricule encore plus volumineux. Il affecte la forme d'une bouteille très renflée en son milieu,



Fig. 4. — 1, Aigle bateleur. *Helotarsus ecaudatus.* Daud. (carnivore), réd. 1/3; 2, Aigle aguia. *Geranoetus melanoleucus.* Vieill. (carnivore), réd. 1/3.

dont le col serait l'œsophage et le fond l'entrée du gésier. Ouvert, il mesure 1 cm,5 de long sur 2 cm,4 de large et présente 2 gros replis longitudinaux séparés par une profonde dépression. Ces 2 replis sont eux-même divisés par une légère gouttière médiane.

Nous ajouterons les mensurations effectuées sur quelques autres ventricules de Carnivores qu'il est inutile de décrire :

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Buse (*Buteo vulgaris.* Leach)...........	790	3,0	4,0
— —	770	2,6	2,8

(1) Crécerelle, 242 gr. 10.

Milan (*Milvus ictinus.* Savig.)..........	720	3,0	2,5
Épervier brun (*Accipiter fuscus.* Gm.)..	297,3	2,5	1,8
Aigle aguia (*Geranoetus melanoleucus.* V.).	2125,5	3,7	4,5
Épervier (*Accipiter nisus.* L.)..........	121	1,7	1,9
Chasseur géant (*Dacelo gigas.* Bodd.)..	287,3	1,1	2,6

Carnivores Insectivores. — Les Rapaces nocturnes qui constituent cette série, ont un ventricule assez voisin de celui des carnivores purs.

La Hulotte (1) (*Syrnium aluco.* L.) a un ventricule rouge, conique, s'effilant à sa partie supérieure pour se continuer avec l'œsophage, tandis qu'il s'élargit à sa partie inférieure pour se confondre avec le gésier. Il présente intérieurement 5 gros replis longitudinaux et 2 petits. Il est très charnu, les muscles ayant 4 millimètres d'épaisseur; il a 1 cm,6 de long sur 1 cm,8 de large.

La Chevêche (2) (*Athene noctua.* Scop.) a un ventricule identique de 1 cm,2 de long sur 2 cm,5 de large, avec des muscles de 2 millimètres d'épaisseur.

Carnivores Piscivores (3). — Le ventricule des Oiseaux de cette série est volumineux, ces animaux se nourrissant de poissons, de batraciens, de rongeurs. Le type nous est fourni par l'Aigrette (4) (*Herodias alba.* L.). Son ventricule succenturié est renflé en forme d'œuf dont une pointe s'effilerait brusquement à la partie supérieure pour se continuer avec l'œsophage, tandis qu'à la partie inférieure le gésier, très réduit, forme l'autre bout de l'ovoïde. Il n'y a aucune séparation extérieure entre le ventricule et le gésier; le tout est blanchâtre et ressemble assez à une souris grignotant une noisette. Ouvert, on s'aperçoit qu'une portion de ce qui constitue extérieurement le ventricule n'est qu'une partie de l'œsophage dilaté. Le ventricule mesure 3 cm,2 de long sur 5 cm,9 de large. Très mince, il n'a qu'un demi-millimètre d'épaisseur et ne présente aucun repli. Il est granuleux.

Nous avons trouvé chez tous les grands Échassiers des ventricules identiques, comme chez le Butor (*Botaurus stellaris.* L.), le Héron bleu (*Ardea cinerea.* L.)... etc.

(1) Hulotte, 491 gr.
(2) Chevêche, 162 gr. 50.
(3) Ce groupe pourrait s'appeler *Omnicarnivores.*
(4) Aigrette, 1178 gr.

En voici les dimensions :

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Spatule (*Platalea leucorodia.* L.).......	1 487	3,5	5,0
Héron bleu (*Ardea cinerea.* L.)........	1 213,5	3,0	4,7
Héron pourpre (*Ardea purpurea.* L.)...	878	3,0	4,5
Butor (*Botaurus stellaris.* L.)..........	793,5	3,0	3,8
Cigogne (*Ciconia alba.* Bechst).........	3 438	4,7	5,0

Le Marabout (1) (*Leptoptilus crumeniferus.* Less.) a, par contre,



Fig. 5. — Marabout. *Leptoptilus crumeniferus.* Less. (carnivore piscivore), réd. 1/3.

un ventricule de forme bizarre. A l'œsophage fait suite une sorte de boule très grosse et très dure qui se rattache au gésier par un tube cylindrique assez large. Si l'on ouvre ce ventricule,

(1) Marabout, 6 120 gr.

on voit que la boule est formée de 2 hémisphères dont les 2 cercles de base se regardent, laissant entre eux peu de lumière. Ces 2 cercles, qui ont environ $3^{cm},5$ de diamètre, sont blanchâtres et comme criblés de petits trous. En coupant ces hémisphères dans le sens de l'épaisseur, on constate qu'ils sont rougeâtres et sillonnés, du centre à la périphérie, de canalicules blanchâtres. La partie cylindrique du ventricule, épaissse à peine de quelques millimètres, est formée de 9 gros replis striés en travers.

Testacivores. — Contrairement à ce que nous venons de voir chez les grands Échassiers, les petits Échassiers, qui se nourrissent de mollusques, de crustacés, d'insectes, ont un ventri-



Fig. 6. — 1, Barge rousse. *Limosa baueri.* Naum. (testacivore), réd. 1/3 ; 2, Chevalier aboyeur. *Totanus griseus.* Briss. (testacivore), réd. 1/3 ; 3, Gambette. *Totanus calidris. L.* (testacivore), réd. 1/3 ; 4, Maubèche. *Tringa canutus.* L. (testacivore), réd. 1/3.

cule assez long, d'une largeur minime, en forme de fuseau très allongé. C'est ce que nous pouvons constater, par exemple, chez la Barge rousse (1) (*Limosa baueri.* Naum.) Celle-ci a un ventricule de forme ovoïde, long, rouge, séparé du gésier par un étranglement très net. Ouvert, il mesure 2 centimètres de long sur $1^{cm},5$ de large. Il est moyennement épais, granuleux et ne présente aucun repli.

Le Chevalier gambette (2) (*Totanus calidris.* L.) a un ventricule identique qui a $1^{cm},3$ de long sur autant de large, mais il offre 4 plis longitudinaux assez distincts.

(1) Barge rousse, 157 gr. 50.
(2) Gambette, 88 gr. 10.

Nous citerons comme types analogues :

	Poids de l'Oiseau. gr.	Ventricule. Longueur. cm.	Largeur. cm.
Huîtrier-pie (*Hœmatopus ostralegus*. L.).	524	1,7	2,4
Foulque (*Fulica atra*, L.).............	517,7	1,9	2,0
Barge (*Limosa lapponica*. L.)..........	330,8	3,0	1,4
Poule d'eau (*Gallinula chloropus*. L.)...	234,5	2,0	1,6
Corlieu (*Numenius phæopus*. Lath.)....	232,6	2,3	1,5
Grèbe (*Podicipes fluviatilis*. Tunst.)....	220	2,3	1,5
— —	150	2,2	2,3
Chevalier aboyeur (*Totanus griseus*. Br.).	47	1,15	1,5
Maubèche (*Tringa canutus*. Briss.).....	103,5	1,35	1,0
Combattant (*Pavoncella pugnax*. L.)...	199	1,4	1,25

Granivores. — Les Oiseaux de ce groupe ont tous la même forme de ventricule. Il suffira donc d'en décrire un et de mentionner les dimensions pes autres.



Fig. 7. — Colin de Californie. *Lophortyx californicus*. Shaw. (granivore), gr. nat.



Fig. 8. — Coq de bruyère. *Tetrao urogallus* L. (granivore), réd. 1/3.

Le Colin de Californie (1) (*Lophortyx californicus*. Shaw.) a

(1) Colin, 175.3.

un ventricule ayant la forme d'un œuf dont l'un des bouts serait fixé sur le gésier, dont le sépare un étranglement excessivement accentué. Sur l'autre bout s'applique sans transition l'œsophage. Ouvert, ce ventricule a l'aspect granuleux, blanchâtre et ne présente jamais de replis. Il est toujours épais; ses muscles sont rouges et comme percés de trous. Cet organe est toujours petit par rapport à la taille de l'animal.

Nous donnons les dimensions des gésiers des autres espèces de Granivores que nous avons étudiés.

	Poids de l'Oiseau	Ventricule.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Coq de bruyère (*Tetrao urogallus.* L.)..	4 140	1,5	4,0
Poule de prairies (*Tympanuchus cupido.* L.)................................	872	1,8	2,1
Caille (*Coturnix communis.* Bonn.).....	101	1,5	1,3
Tinamou (*Rhynchotus rufescens.* Gm)...	821,7	2,0	2,3
Colombe zébrée (*Geopelia striata.* L.)..	51,9	1,6	1,0
Lagopède (*Lagopus albus.* Gm.).......	482	2,5	2,5
Perdrix grise (*Starna cinerea.* Charl.)..	244,8	2,0	1,7
Tourterelle (*Turtur auritus.* Ray)	91,2	1,5	1,5
Colin (*Lophortyx californicus.* Schaw.).	195	1,0	1,3
— — ...	175,3	1,3	1,4
— — ...	158,25	1,35	1,0

Frugivores. — Les Perroquets, Toucans.... ont un ventricule très développé. L'hypertrophie de cet organe semble due au fait que ces Oiseaux se nourrissent généralement de fruits.

La Perruche inséparable (1) (*Agapornis pullaria.* L.) a un ventricule assez volumineux, en forme de racine pivotante ou de betterave. Il s'amincit graduellement jusqu'à sa rencontre avec l'œsophage et est séparé du gésier par un léger étranglement. Intérieurement il est blanchâtre, granuleux et mesure 1 cm,6 dans les deux directions.

La Perruche de Swaison (2) (*Trichoglossus Novæ Hollandiæ.* Gm.) a aussi un ventricule volumineux identique à celui de toutes les Perruches, mais cet organe présente la particularité d'être étranglé à peu près vers son milieu. C'est le résultat d'une conformation interne. En effet ce ventricule ouvert montre à sa partie supérieure 2 cornes rouges en forme de quilles sur-

(1) Perruche inséparable, 34 gr. 65.
(2) Perruche de Swaison, 136 gr. 30.

élevées de 3 millimètres et ayant 13 millimètres de long sur 6 de large. Ces 2 cornes sont séparées par une petite éminence. Toute cette partie a 14 millimètres de long sur 17 de large. La partie du ventricule sous-jacente, qui mesure 20 millimètres de

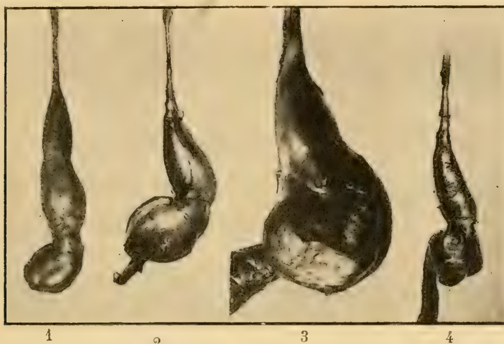


Fig. 9. — 1, Perruche de Swaison. *Trichoglossus Novae Hollandiae*. Gm. (frugivore), réd. 1/3 ; 2, Calopsitte. *Calopsitta Novae Hollandiae*. Gm. (frugivore), réd. 1/3 ; 3, Toucan. *Ramphastus toco*. Mull. (frugivore), réd. 1/3 ; 4, Perruche à tête d'or. *Conurus auricapilla*. Licht. (frugivore), réd. 1/3.

long sur 17, est, comme chez les autres Frugivores, très mince, très blanche, granuleuse.

Granivores insectivores. — Il serait superflu de décrire tous les ventricules des Granivores insectivores. De prime abord, il est facile de voir que le ventricule de ces petits Oiseaux peut se ramener à un type très net représenté par un organe très volumineux en forme de racine pivotante. Nous allons décrire un ventricule de ce type et nous signalerons les espèces qui en possèdent d'identiques.

Nous prendrons comme exemple le Bouvreuil (1) (*Pyrrhula europæa*. Vieill.). Celui-ci a un ventricule énorme, très long pour sa taille, en forme de betterave dont la pointe se rattacherait à l'œsophage très étroit, tandis que le gésier en constituerait la base. Ce ventricule est très rouge. Ouvert, il mesure $1^{cm},1$ de long sur $0^{cm},95$ de large ; intérieurement blanchâtre, il est très granuleux et très épais.

(1) Bouvreuil, 18 gr. 90.

Nous retrouvons ce même ventricule chez tous les Passereaux qui, comme le Bouvreuil, se nourrissent de graines, de baies et parfois d'insectes. Nous en énumérons ici quelques-uns avec leurs dimensions.

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Bruant (*Emberiza citrinella.* L.)........	24,4	1,6	1,3
Chardonneret (*Carduelis elegans.* Steph.).	14,6	1,0	0.8
Cini (*Serinus meridionalis.* Bonap.)....	11,5	1,0	1,0
Pinson (*Fringilla cœlebs.* L.)...........	20,6	1,2	0,9
Linot (*Cannabina linota*, Gm.)........	16,7	1,2	1,1
Pinson des Ardennes (*Fringilla montifringilla.* L.)......................	22,1	1,2	1.1
Tarin (*Chrysomitris spinus.* L.).......	11,4	0,9	1,2
Verdier (*Ligurus chloris.* L.)..........	21,07	1.5	1,4
Merle (*Turdus merula.* L.).............	80,0	1,0	1,7
— —	76,1	1,3	1,4

Insectivores. — Contrairement aux Granivores insectivores, les Insectivores purs ont un ventricule relativement petit, non renflé, qui peut se ramener à deux types.

1) 1 type assez long, moyennement gros ;



Fig. 10. — 1, Rossignol. *Aedon luscinia.* L. (insectivore), réd. 1/3 ; 2, Rossignol du Japon. *Liothrix lutea.* Scop. (insectivore), réd. 1/3 ; 3, Choucas, *Colaeus monedula.* L. (omnivore), réd. 1/3 ; 4, Pouillot, *Phylloscopus trochilus.* L. (insectivore), réd. 1/3 ; 5, Fauvette tête noire. *Sylvia atricapilla.* L. (insectivore), réd. 1/3 ; 6, Verdier, *Ligurus chloris.* L. (granivore insectivore), réd. 1/3 ; 7, Gobe-mouche. *Muscicapa collaris.* Bechst (insectivore), réd. 1/3 ; 8. Linot. *Cannabina linota.* Gm. (granivore insectivore), réd. 1/3 ; 9, Cini. *Serinus meridionalis.* Bonap. (granivore insectivore), réd. 1/3.

2) 1 type très long et très fin par rapport aux dimensions de l'Oiseau.

Le Rossignol (1) (*Aedon luscinia.* L), que nous pouvons

(1) Rossignol, 15 gr. 70.

prendre comme modèle du premier type, a un ventricule très rouge, cylindrique, s'effilant à la partie supérieure pour rejoindre l'œsophage, s'attachant au gésier sans étranglement. Ouvert, il mesure 6 millimètres de long sur 8 millimètres de large ; il est granuleux, sans plis et assez épais.

Beaucoup d'insectivores ont un ventricule analogue; nous signalerons.

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Troglodyte (*Anorthura troglodytes.* L.).	10,10	0,45	0,6
Rouge-gorge (*Erythacus rubecula.* L.)..	14,75	0,7	0,7
Gobe-mouche (*Muscicapa collaris.* Bechst.)...........................	10,30	0,45	0,8
— (*Muscicapa atricapilla.* L.).	8.80	0,4	0,9
Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla.* L.)...............................	13,10	0,6	0.6
Fauvette d'hiver (*Accentor modularis.* L.).	16,80	1,0	0,9
Rossignol du Japon (*Liothrix lutea.* Sc.).	22,30	0,65	0,75
Carouge (*Molothrus bornariensis.* Gm.)..	47,85	0,85	0,95

Par contre, un assez grand nombre d'espèces ont un ventricule à peine plus gros que l'œsophage, dont il ne se distingue extérieurement que par sa teinte rougeâtre. Intérieurement il est blanc, visqueux et ne paraît nullement granuleux ; il est, de plus, excessivement mince. Ses dimensions sont variables, comme le montre le tableau suivant :

	Poids de l'Oiseau.	Ventricule.	
		Longueur.	Largeur.
	gr.	cm.	cm.
Pouillot (*Phylloscopus trochilus.* L.)...	7,35	0.5	0,45
Mésange bleue (*Pàrus cæruleus.* L.)....	10,26	0,8	0,5
Sansonnet (*Sturnus vulgaris.* L.)......	63,55	1,3	1,0
Alouette (*Alauda arvensis.* L.)........	31,70	1,3	0,8
Cochevis (*Galerida cristata.* L.).......	20,80	1,0	0,8

Omnivores (*Corbeaux*). — Il nous reste à étudier quelques Oiseaux qui sont nettement omnivores et comprennent des espèces de la famille des Corvidés.

Le Geai (1) (*Garrulus glandarius.* L.) en est bien le type. Son ventricule rouge, assez long, peu large, conique, se rétrécit brusquement pour se continuer avec l'œsophage et s'attache au gésier directement par sa base. Intérieurement il a l'aspect

(1) Geai, 179 gr.

granuleux et ne présente aucun repli ; il est peu épais et mesure $1^{cm},1$ de long sur 2 centimètres de large.

Le Choucas (1) (*Colaeus monedula.* L.), la Corneille (2) (*Corvus corone.* L.) ont des ventricules identiques, mesurant respectivement $1^{cm},4$ sur $2^{cm},5$, et $1^{cm},5$ sur $1^{cm},6$.

L'étude morphologique du ventricule succenturié nous montre donc 2 types bien différenciés :

1) Le type volumineux, que l'on trouve chez les groupes qui se nourrissent de grosses proies, de fruits, de baies, aliments qui, avalés en entier, distendent et hypertrophient le ventricule, tels que :

Piscivores ;
Carnivores piscivores ;
Frugivores ;
Granivores insectivores.

2) Le type réduit, qui comprend lui-même 2 subdivisions :

a) Le ventricule à replis longitudinaux des Carnivores, Carnivores insectivores et des Omnivores, tels que les Canards.

b) Le ventricule granuleux, sans plis, des Granivores, Insectivores, Testacivores et des Omnivores, tels que les Corbeaux.

Il nous a paru indispensable d'évaluer en plus la surface interne du ventricule succenturié suivant ces différents groupes d'Oiseaux. Cette surface semble certainement directement en rapport avec le régime alimentaire. C'est pourquoi il était intéressant d'en connaître la valeur. Nous avons comparé la surface du ventricule à la surface du corps $S = K\sqrt[3]{P^2}$, P étant exprimé en grammes, afin d'obtenir des rapports homogènes. Nos recherches ont porté sur 126 Oiseaux ; nous avons rassemblé dans notre appendice les données numériques que nous a fournies leur étude.

Nous résumons dans le tableau suivant les résultats obtenus en comparant la surface du ventricule suivant les différents régimes. Nous avons ajouté les chiffres auxquels nous sommes arrivé dans l'étude du poids de cet organe.

(1) Choucas, 218 gr.
(2) Corneille, 396 gr. 10.

	Poids moyen.	Surface du ventricule par unité de surface du corps.	Poids du ventricule par kilogr.
Carnivores piscivores	2.158,20	13,50	5,1
Carnivores	1.641,50	9,70	3,2
Omnivores (Canards)	1.532,20	12,10	3,1
Piscivores	833,10	21,80	4,0
Granivores	595,60	6,90	2,7
Carnivores insectivores	326,70	3,25	4,8
Testacivores	316,90	8,40	3,3
Omnivores (Corbeaux)	186,20	6,70	3,1
Frugivores	145,30	22,00	5,2
Granivores insectivores	25,20	17,50	6,3
Insectivores	20,90	8,10	3,2

On se rend compte que la surface du ventricule ne varie pas exactement dans le même sens que son poids. La raison en est que la surface ne représente que deux dimensions du ventricule sur trois. Elle est vraiment l'expression de sa valeur digestive et laisse de côté l'épaisseur et par conséquent la qualité musculaire. C'était donc une donnée intéressante et non superflue à acquérir pour l'étude de l'action du régime alimentaire sur l'estomac des Oiseaux.

Nous avons photographié quelques estomacs d'Oiseaux types, ouverts suivant un axe longitudinal et étalés. Mais leur comparaison ne permet pas une vue d'ensemble, car les Oiseaux sont naturellement de taille très différente. Nous avons pensé qu'en augmentant ou en réduisant les photographies de ces organes, de façon à les ramener à la représentation photographique de l'estomac qu'offrirait le même Oiseau s'il pesait 100 grammes, on se rendrait un compte plus exact des différences ou des coïncidences qui peuvent exister entre les divers types. La série des photographies que nous reproduisons ainsi (fig. 16, 17, 18 et 19) est une illustration saisissante de la variation de la surface ventriculaire en fonction du régime alimentaire. Chacune étant représentative d'un régime, leur examen est donc l'expression de la morphologie de cet organe suivant les différents régimes, en même temps que l'image de sa surface digestive réelle dont la comparaison nous conduit aux mêmes conclusions que celles obtenues par l'étude mathématique de la surface du ventricule.

MORPHOLOGIE DU GÉSIER.

Nous avons vu qu'après le ventricule se trouvait une sorte de sac, appelé gésier, d'où partait l'intestin. Si l'étude de son poids est intéressante, son étude morphologique l'est peut-être plus encore par la composition même de cet organe et par l'examen détaillé de sa musculature. Aussi nous le passerons en revue dans les différentes séries constituées par le régime.

Carnivores. — Les Carnivores sont caractérisés par la présence d'un gésier en forme de ballon assez volumineux. C'est

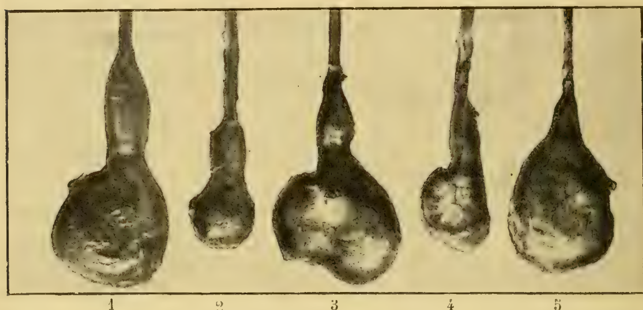


Fig. 11. — 1, Caracara. *Polyborus tharus.* Mol. (carnivore), réd. 1/3; 2, Martin-chasseur. *Dacelo gigas.* Bodd. (carnivore), réd. 1/3: 3, Crécerelle, *Tinnunculus alaudarius.* Gm. (carnivore), réd. 1/3; 4, Hulotte. *Syrnium aluco.* L. (carnivore insectivore), réd. 1/3 ; 5, Chevêche. *Athene noctua.* Scop. (carnivore insectivore), réd. 1/3.

une véritable poche sans musculature bien développée, répartie d'ailleurs uniformément dans l'organe. On comprend aisément que son poids ne soit pas en rapport avec son volume. L'intérieur du gésier de ces animaux est mou et très gluant. Nous prendrons comme type le Caracara (1) (*Polyborus tharus.* Mol.). Il a un gésier en forme de sphère, blanchâtre, mesurant 3^{cm},4 de diamètre, sur laquelle l'intestin s'ouvre vers le tiers supérieur. A l'intérieur, de nombreux petits plis le sillonnent sans orientation, s'arrêtant brusquement à leur contact avec le ventricule. Ces replis sont mous; l'épaisseur de ce gésier, qui ne dépasse pas 1 millimètre, est presque partout constante.

(1) Caracara, 1 209 gr.

La Crécerelle (*Tinnunculus alaudarius*. Gm.) a un gésier identique, globuleux, divisé longitudinalement en deux poches par une légère dépression. Intérieurement il est extrêment lisse, mou, sans rugosités ni replis. Les autres Carnivores ont un gésier analogue à celui du Caracara et dont les dimensions seules varient.

Carnivores insectivores. — Les Rapaces nocturnes, qui se nourrissent de viande et d'insectes, ont un gésier un peu différent de ceux des Carnivores purs. Le gésier s'aplatit un peu, tendant à celui des Insectivores, tout en conservant des caractères de Carnivores. Les muscles sont ici plus localisés, par contre plus épais. L'intérieur est plus sec et quelquefois paraît légèrement corné. Signalons :

La Hulotte (1) (*Syrnium aluco*. L.), dont le gésier un peu plat, assez en forme de fève, rougeâtre, a dans sa plus grande largeur $2^{cm},5$ de diamètre et 2 centimètres dans la moindre. Ouvert, il montre quelques gros replis, encore vaguement mous ; les muscles, localisés, sont épais de 4 millimètres.

La Chevèche (2) (*Athene noctua*. Scop.) a un gésier semblable à une cornemuse. L'intestin s'ouvre environ vers son milieu ; ses dimensions sont 4 et 3 centimètres. Intérieurement on constate une surface relativement molle, ridée de quelques replis circulaires.

Carnivores piscivores. — Le gésier des grands Échassiers est petit en comparaison de la taille de ces Oiseaux et du grand développement du ventricule succenturié. Il est généralement peu distinct de ce dernier dont il semble clore la partie inférieure.

L'Aigrette (3) (*Herodias alba*. L.), par exemple, a un gésier analogue à une calotte hémisphérique qui se discerne mal du ventricule. Cette calotte porte latéralement une petite boule où l'intestin prend naissance. Ce gésier a à peine 2 centimètres de diamètre. Ouvert, on remarque davantage sa petitesse. Il possède de gros replis mous et présente à peine 2 millimètres d'épaisseur.

Le Héron bleu (*Ardea cinerea*. L.), le Bihoreau (*Nycticorax*

(1) Hulotte, 491 gr.
(2) Chevêche, 162 gr. 50.
(3) Aigrette, 1 178 gr.

griseus. Steph.) ont des gésiers identiques. Celui de la Cigogne (1) (*Ciconia alba.* Bechst.), un peu plus grand, a 5^{cm},5 de diamètre et présente des muscles plus localisés, d'une épaisseur de 5 millimètres.

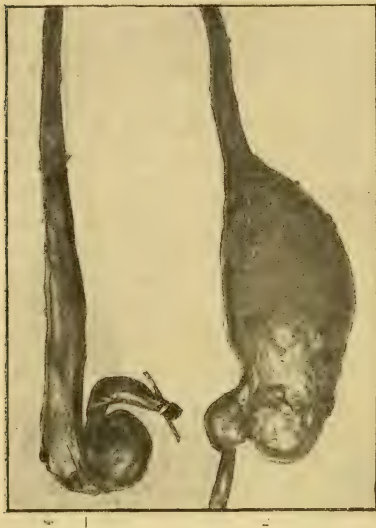


Fig. 12. — 1, Puffin des Anglais. *Puffinus anglorum.* Briss. (piscivore), réd. 1/3 ; 2, Aigrette. *Herodias alba.* L. (carnivore piscivore), réd. 1/3.

Le Marabout (2) (*Leptoptilus crumeniferus.* Less.) a un gésier en forme de boule, blanc, mou, possédant sur le côté cette même sphère qui sert de point de départ à l'intestin. Son diamètre est de 6 centimètres et de nombreux plis striés transversalement le parcourent intérieurement dans le sens longitudinal. Les muscles s'y répartissent partout de la même façon ; ils ont 3 millimètres d'épaisseur.

Piscivores. — Ces Oiseaux ont un gésier assez proche de ceux des Carnivores piscivores. Celui-ci est petit, généralement peu distinct du ventricule ; chez le Pingouin du Cap (*Spheniscus demersus.* L.), par exemple, il ressemble tout à fait à celui de l'Aigrette. Il est seulement un peu plus conique, peu épais, mou intérieurement, avec des muscles uniformément répartis dans la masse.

Chez le Puffin des Anglais (3) (*Puffinus anglorum.* Gm.) le gésier est excessivement réduit et formé d'une boule de 1^{cm},5 au plus de diamètre, entourée par le ventricule comme d'un anneau.

(1) Cigogne, 3 438 gr.
(2) Marabout, 6 120 gr.
(3) Puffin, 305 gr. 50.

Chez beaucoup de types, Mouettes, Goélands, qui mêlent quelquefois aux poissons dont ils se nourrissent d'autres aliments, les muscles du gésier se spécialisent un

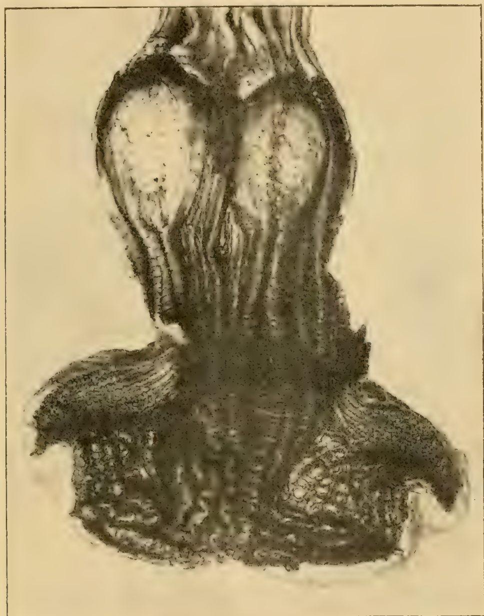


Fig. 13. — Marabout. *Leptoptilus crumeniferus*. Less. (carnivore piscivore), réd. 1/3. Estomac ouvert.

peu plus et forment 2 petites masses opposées qui n'ont jamais l'importance des muscles des gésiers des Granivores, ou des Omnivores comme les Canards. Ces sortes de gésier font transition entre ceux des Piscivores et des Testacivores.

Testacivores. — Chez les Oiseaux de ce groupe, le gésier conserve toujours la même forme. Il est moyen, allongé dans le sens longitudinal et présente à l'opposé du diamètre transversal deux masses musculaires. Ces masses sont petites et séparées par une tunique peu épaisse, faisant hernie à

la partie inférieure du gésier. Intérieurement ce gésier est peu plissé et assez corné. Ses muscles ont une épaisseur moyenne ; nous donnons les dimensions de quelques exemplaires :

	Poids de l'Oiseau.	Gésier.	
		Hauteur.	Diamètre transverse.
	gr.	cm.	cm.
Corlieu (*Numenius phæopus.* Lath.).....	232,6	3,0	2,3
Poule d'eau (*Gallinula chloropus.* L.)...	234,5	2,7	3,5
Chevalier gambette (*Totanus calidris.* L.)	88,1	2,2	2,0
Maubèche (*Tringa canutus.* Briss.).....	103,5	2,5	2.5
Outarde (*Otis tetrax.* L.).	838,0	7,0	5.0
Huîtrier-pie (*Hæmatopus ostralegus.* L.).	524,0	4,0	2,1
Foulque (*Fulica atra.* L.)............	517,7	4,0	5,5
Chevalier aboyeur (*Totanus griseus.* Br.).	117,0	2,8	2,2
Barge rousse (*Limosa baueri.* Naum.)..	157,5	2,6	2,1
Grèbe (*Podicipes fluviatilis.* Tunst.)....	150,0	2,3	1,8

Omnivores (Canards...). — Les Canards ont tous un gésier identique. De forme lenticulaire, très ovale, il offre deux grosses masses de muscles rouges, en demi-lune, qui occupent les extrémités du grand diamètre de l'ovale et sont séparées par une masse blanchâtre qui, au lieu de faire saillie à la partie inférieure, dessine comme un lac entre deux montagnes. Ouvert, il montre un intérieur corné plus ou moins plissé. Les muscles sont très épais.

Nous énumérons dans le tableau suivant les dimensions du gésier de quelques-uns de ces Omnivores :

	Poids de l'Oiseau.	Gésier.	
		Hauteur.	Diamètre transverse.
	gr.	cm.	cm.
Milouin (*Aethya ferina.* L.)...........	832,20	4,0	4,7
Morillon (*Fuligula cristata.* Leach).....	501	3,2	3,7
Oie (*Anser ferus.* Schæff.).............	2.342	5,0	7,8
Siffleur (*Mareca penelope.* L.)..........	448	3,5	4,5
Souchet (*Spatula clypeata.* Briss.).....	342	2,5	3,0
Pilet (*Dafila acuta.* L.)................	779,50	3,4	4,7

Granivores. — Les Granivores ont des gésiers de même aspect et de même structure. Ces organes, en forme de sphère très aplatie, comprennent 2 masses musculaires en croissant, séparées

par un tissu jaunâtre peu épais formant bourrelet à la partie inférieure du gésier. Ouvert, ce dernier découvre un intérieur fortement corné, peu ou pas plissé. Nous donnons ci-joint



Fig. 14. — Tinamou. *Rhynchotus rufescens.* Temm. (granivore), réd. 1/3.



Fig. 15. — Colombe zébrée. *Geopalia striata.* L. (granivore), gr. nat.

les dimensions de cet organe suivant différentes espèces.

	Poids de l'Oiseau.	Gésier.	
		Hauteur.	Diamètre transverse.
	gr.	cm.	cm.
Coq de bruyère (*Tetrao urogallus.* L.)..	4.140	7,0	8,0
Caille (*Coturnix communis.* Bonn.).....	101	2,0	2.1
Lagopède (*Lagopus albus.* Gm.)........	482	3,2	3,5
Perdrix (*Starna cinerea.* Charl.).......	244,80	2,6	3,5
Tinamou (*Rhynchotus rufescens.* Temm.).	821,70	5,6	4,1
Colin (*Lophortyx californicus.* Shaw.)...	195	2,2	2,5
Colombe zébrée (*Geopelia striata.* L.)..	51,9	1,7	2,3

Frugivores. — Les Frugivores ont un gésier analogue à celui des Granivores; extérieurement et intérieurement, ces organes se ressemblent, quoique cependant les muscles du gésier soient, chez les Frugivores, moins développés, ainsi que nous le montrera l'étude de la musculature :

	Poids de l'Oiseau.	Gésier. Hauteur.	Gésier. Diamètre transverse.
	gr.	cm.	cm.
Perruche de Swaison (*Trichoglossus Novæ Hollandiæ*. Gm.)	136,50	1,2	1,4
Calopsitte (*Calopsitta Novæ Hollandiæ*. Gm.)	72,35	2,0	1,8
Perruche bouton d'or (*Conurus auricapilla*. Licht.)	73,50	1,6	1,4
Toucan (*Ramphastus toco*. Mull.)	409,75	3,5	3,2

Passsereaux. — Les gésiers des Passereaux ont une grande analogie de structure. On peut dire qu'ils figurent tous une lentille biconvexe qui est constituée par deux demi-lunes rouges dures, musculeuses, que délimite dans le sens longitudinal une bande jaunâtre plus molle et qui se prolonge à la partie inférieure du gésier par une sorte de bourrelet. Cette lentille peut revêtir des formes sensiblement différentes.

Chez la plupart des Insectivores, elle est ronde et mesure :

	Poids de l'Oiseau.	Gésier. Hauteur.	Gésier. Diamètre transverse.
	gr.	cm.	cm.
Troglodyte (*Anorthura troglodytes*. L.)	10,10	0,9	0,9
Pouillot (*Phylloscopus trochilus*. L.)	7,35	0,6	0,6
Carouge (*Molothrus bornariensis*. Gm.)	47,85	1,5	1,5
Fauvette (*Sylvia atricapilla*. L.)	13,50	1,15	1,15
Rouge-gorge (*Erythacus rubecula*. L.)	15	1,2	1,3
Gobe-mouche (*Muscicapa collaris*. Bech.)	10,30	0,8	0,8
Sansonnet (*Sturnus vulgaris*. L.)	63,55	2,0	2,0
Alouette (*Alauda arvensis*. L.)	31	2,0	2,0
Coucou (*Cuculus canorus*. L.)	97	1,6	1,5
Pic-vert (*Gecinus viridis*. L)	187,5	2,0	2,0
Engoulvent *Caprimulgus europæus*. L.)	70	2,5	1,8
Huppe (*Upupa epops*. L.)	70	2,0	1,3

Par contre, chez les Granivores insectivores et les Omnivores (Corbeaux), le gésier s'ovalise plus ou moins.

Granivores insectivores.

	Poids de l'Oiseau.	Gésier. Hauteur.	Gésier. Diamètre transverse.
	gr.	cm.	cm.
Bruant (*Emberiza citrinella*. L.)	21,40	1,1	1,3
Bouvreuil (*Pyrrhula europæa*. Vieill.)	18,90	1,1	1,2
Verdier (*Ligurus chloris*. L.)	21,07	1,2	1,3

Merle (*Turdus merula*. L.).............	80,0	1,7	2,4
— —	76,10	1,7	2,1
Pinson (*Fringilla cœlebs*. L)............	20,60	1,2	1,3
— —	18,70	1,4	1,5

Corbeaux.

	Poids de l'Oiseau.	Gésier. Hauteur.	Gésier. Diamètre transverse.
	gr.	cm.	cm.
Pie (*Pica ecaudata*. L.)................	165	3,0	2,5
Corneille (*Corvus corone*. L.)...........	396,10	4,0	3,2
Geai (*Garrulus glandarius*. L.)........	179	3,0	3,4
— —	168	2,8	3,0

Ouverts, ces gésiers, qu'ils appartiennent aux Insectivores, aux Granivores insectivores ou aux Omnivores, ont tous une conformation interne identique. En face de chaque demi-lune musculaire, s'inscrivent deux cercles à petits plis longitudinaux très cornés, tandis qu'en face de la bande jaunâtre, très transparente, il n'y a pas de plis.

*
* *

L'épaisseur des muscles du gésier chez les Oiseaux est variable suivant que l'on examine le gésier d'un Insectivore ou celui



Fig. 16. — Estomacs ouverts (Photographies ramenées aux dimensions d'un oiseau pesant 100 grammes). — 1, Rossignol. *Aedon luscinia*. L. (insectivore), réd. 1/3; 2, Carolin. *Aex sponsa*. L. (omnivore), réd. 1/3; 3, Tinamou. *Rhynchotus rufescens*. Temm. (granivore), réd. 1/3.

d'un Carnivore. Nous avons ouvert les gésiers de 121 Oiseaux et mesuré l'épaisseur des deux muscles de ces gésiers. La longueur ainsi obtenue a été comparée à la longueur du corps $l = \sqrt[3]{P}$ afin d'obtenir des rapports homogènes qui sont contenus dans l'appendice.

Nous résumons dans le tableau suivant les résultats obtenus en faisant les moyennes de ces rapports suivant les différents régimes.

	Poids moyen.	Épaisseur relative des muscles du gésier.	Poids du gésier par kilogr.
Carnivores piscivores	2.158,20	0,07	7,7
Carnivores	1.641,50	0	6,7
Omnivores (Canards...)	1.532,20	1,87	28,1
Piscivores	833,10	0,68	14,9
Granivores	595,60	1,51	28,1
Carnivores insectivores	326,70	0,40	22,8
Testacivores	315,90	1,24	26,6
Omnivores (Corbeaux)	186,20	1,15	29,2
Frugivores	145,20	0,56	17,2
Granivores insectivores	25,20	1,0	21,0
Insectivores	20,90	1,55	36,4

Les données précédentes montrent que ce sont les Canards qui possèdent la musculature la plus développée avec les Granivores et les Insectivores qui leur sont très voisins. Les gésiers des Carnivores et des Piscivores sont, par contre, en somme dépourvus de muscles spécialisés.



Fig. 17. — 1, Choucas. *Colaeus monedula*. L. (omnivore), réd. 1/3 ; 2, Barge rousse. *Limosa baueri*. Naum. (testacivore), réd. 1/3 ; 3, Carouge. *Molothrus bornariensis*. Gm. (insectivore exotique), réd. 1/3.

Nous pouvons donc résumer notre étude morphologique du gésier de la façon suivante.

1) Oiseaux possédant un gésier sphérique, assez mince, sans musculature développée :

Carnivores ;

Carnivores piscivores ;

Piscivores.

2) Oiseaux possédant un gésier légèrement discoïde, à musculature moyennement développée :

Frugivores ;

Granivores insectivores ;

Testacivores.

3) Oiseaux possédant un gésier discoïde, à musculature très développée :

Omnivores (Corbeaux) ;

Omnivores (Canards) ;

Granivores ;

Insectivores.

Nous avons reproduit (fig. 16, 17, 18 et 19) les photographies de l'estomac des Oiseaux qui, dans chaque groupe, représente le type de cet organe, chaque gésier étant ramené à celui d'un



Fig. 18. — 1, Perruche de Swaison. *Trichoglossus Novæ Hollandiæ*. Gm. (frugivore), réd. 1/3 ; 2, Pélican. *Pelecanus rufescens*. Gm. (piscivore), réd. 1/3; Chardonneret. *Carduelis elegans*. Steph. (granivore insectivore), réd. 1/3.

Oiseau pesant 100 grammes. Nous obtenons ainsi une représentation plus parlante de l'état du gésier suivant les différents régimes, et le classement obtenu en comparant sur ces photographies les épaisseurs de muscles est semblable à celui que nous venons de donner. Nous ferons remarquer que l'épaisseur des muscles du gésier varie identiquement de la même façon que le poids de cet organe, ce qui est logique, le poids étant évidemment l'expression de la plus ou moins grande quantité de tissu musculaire.

La simple action mécanique des aliments est suffisante pour justifier le plus ou moins grand développement du ventricule et du gésier.

Quand les proies dont se nourrissent les Oiseaux sont volumineuses, le ventricule s'accroît mécaniquement, par simple

dilatation, et, pour résister à la rupture, il s'épaissit en même temps que son poids augmente. Lorsque le régime se compose de graines, de viande, le ventricule n'a qu'une tâche restreinte, car il ne reçoit qu'une bouillie élaborée par le jabot ou la poche sous-claviculaire; il reste alors petit.

De son côté, le gésier, comme tout vrai estomac, est animé de

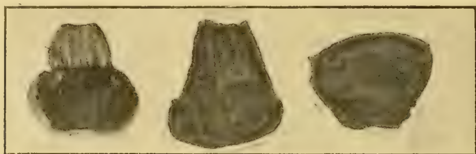


Fig. 19. — Hulotte. *Syrnium aluco*. L. (carnivore insectivore), réd. 1/3; 2, Bateleur. *Helotarsus ecaudatus*. Daud. (carnivore), réd. 1/3; 3, Aigrette. *Herodias alba*. L. (carnivore piscivore), réd. 1/3.

mouvements de contraction pendant la digestion. Les matières dures nécessitant pour être broyées de plus grands efforts, la musculature de cet organe s'est développée, dans ce cas, mécaniquement. Par contre, le gésier reste mou et mince quand l'action mécanique devient nulle. Tous ces phénomènes n'ont rien de surprenant. On n'y doit voir que le résultat d'actions modelantes sur l'organisme animal, actions que les recherches tendent de plus en plus à faire prépondérantes et dont les effets commencent à nous paraître considérables.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

Les études entreprises sur le ventricule succenturié et le gésier des Oiseaux n'ont porté que sur des observations générales. Les données numériques manquent d'une façon presque absolue et seules quelques expériences de physiologie ont été tentées en vue de connaître la cause des différences que l'on constate dans la morphologie de l'estomac des Oiseaux.

Après Cuvier, qui dans son Anatomie comparée à décrit avec beaucoup de justesse le ventricule et le gésier de plusieurs Oiseaux sans vouloir sortir du cadre de la classification par familles, il n'y a guère à citer qu'un essai de Gadow fondé sur l'étude du régime alimentaire.

Gadow (1879), d'après la morphologie du ventricule succenturié et du gésier, répartit les Oiseaux en six groupes :

1) *Insectivores purs et Frugivores*. Le jabot fait défaut. Le ventricule est développé et le gésier peu musculeux.

2) *Granivores et insectivores*. Le jabot est en général absent. Le ventricule et le gésier sont épais.

3) *Carnivores*. Il y a une sorte de poche-jabot. Le ventricule est très sécréteur.

4) *Piscivores et mangeurs de charognes*. Le plus fréquemment ils ne possèdent pas de vrai jabot. Le ventricule et le gésier, très grands, sont très absorbants et peu musculeux.

5) *Granivores purs*. Le jabot est long et fort. Le ventricule sécrète abondamment. Le gésier est mécaniquement très puissant.

6) *Végétariens*. Leur gésier est très développé et le jabot est présent lorsqu'ils introduisent des graines dans leur régime.

De ses recherches, Gadow semble conclure à l'inexistence de toute relation entre le régime alimentaire et le volume du ventricule. Tiedemann avait déjà noté qu'on ne rencontrait pas de jabot chez les Oiseaux pourvus d'un gros ventricule.

De leur côté les expérimentateurs ont voulu modifier sur un animal à régime connu la morphologie de ces organes en le soumettant à une alimentation différente.

Hunter, qui nourrit un Goéland (*Larus tridactylus*) avec des graines, voit la muqueuse du gésier se raccornir.

Edmonstone, chez des Goélands des îles Shetland, qui en été se nourrissent de légumes et en hiver de poissons, a montré des modifications du gésier que la nature a ici elle-même pportées.

Ménétrié indique des variations identiques chez un Effraye (*Strix grallaria*).

Brandes proteste contre tous ces résultats. Il déclare qu'ils sont dus à des expériences peu rigoureuses ou d'un caractère accidentel. Il s'attaque surtout à Holmgren qui, après avoir nourri six à huit jours des Pigeons avec de la fibrine, prétendait obtenir des gésiers moins épais et moins consistants. Ayant lui-même nourri de viande un Pigeon pendant sept mois, il n'a constaté aucune modification de son gésier. Par contre, Delage

affirme qu'une Poule ainsi nourrie offre une section nettement moindre que celle des Granivores.

De son côté Weiss, qui avait élevé comparativement deux Canards avec du blé et du maïs et deux autres avec de la viande, a, chez ces derniers, obtenu un grand développement du ventricule.

Houssay, en nourrissant pendant six générations des poules à la viande, a observé que le jabot et le gésier présentaient des réductions relativement considérables.

Les avis sont donc encore partagés. Il y a lieu de tenter encore quelques expériences en ce qui concerne les modifications apportées au gésier et au ventricule succenturié par un changement de nourriture. Toutefois les expériences de Houssay, effectuées avec une rigueur et une précision remarquables et sous un contrôle permanent et de tous les instants, sont à retenir, car les résultats qu'il a publiés pour tous les organes internes sont conformes à ceux que la nature nous a révélés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1810. Tiedemann. — Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg, 1810-1814.

1814. Home. — Lectures on comparatives Anatomy. Londres, 1814.

1821. Meckel. — System der vergleichenden Anatomie. Halle, 1821-1831.

1835. Cuvier. — Leçons d'Anatomie comparée. Paris, 1835.

1837. Macgillivray. — Observations on the digestive organs of birds. *Magazine of Zool. and Botan.* V, 1.

1860. Milne-Edwards. — Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, t. VIII, 1860.

1867. Holmgren. — Physiologiske undersokninger öfver dufvans magar Aftryck ur Upsala Läkare förenings Förhandlinger. Upsala, 1867.

1872. Holmgren. — Om Köttätande dufvor. Upsala Läkare förenings Förhandlinger Upsala, 1872.

1879. Gadow. — Versuch einer vergleichenden Anatomie der Verdauungs systems der Vögel.

1889. Gadow. — On the taxonomic value of the intestinal convolutions in birds. *Proceed. of the zoolog. Soc. of Lond.*, 1889.

1896. Brandes. — Ueber den Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelsmagens. Leopoldina, V, 32, 1896.

1896. Brandes. — Ueber den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. *Biolog. Centralbl.*, Bd. XVI, 1896.

1897. Oppel. — Der Magen der Vögel. Merkel-Bonnet, Ergebn. d. Anatom. Bd. VII, 1897.

1901. Weiss. — Sur l'adaptation fonctionnelle des organes de la digestion. *C. R. Soc. de Biol.*, 1901.

1907. Houssay. — Variations expérimentales. Études sur six générations de poules carnivores. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. VI, série 4, 1907.

1907. Schepelmann. — Auf die gestaltende Wirkung versch. Ernährung auf die Organe der Gans. *Arch. f. Entw. Mechanik.* Bd. XXI et XXIII, 1907.

1911. Magnan — Sur la variation inverse du ventricule succenturié et du gésier chez les Oiseaux. *C. R. A. S.*, (12 juin 1911).

1911. Magnan. — Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux. *Coll. de Morph. dyn.* Hermann, Paris, 1911.

1911. Magnan. — La surface digestive du ventricule succenturié et la musculature du gésier chez les Oiseaux. *C. R. A. S.* (24 juillet 1911).

1911. Magnan. — Documents relatifs à l'alimentation naturelle des Oiseaux. Paris. Hermann, 1911.

Carnivores (Rapaces diurnes...).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Vautour fauve	Gyps fulvus, Gm.	7.269	19,37	375,20	38,4	0	10	0
Aigle doré	Aquila chrysætus, L.	3.712	15,48	239,70	30	0	12,50	0
Aigle aguia..........	Geranoetus melanoleucus, Vieil.	2.125,50	12,85	165,30	16,65	0	10	0
Aigle bateleur........	Helotarsus ecaudatus, Daud.	2,095	12,79	163,40	14,40	0	8,80	0
Catharte............	Catharista atrata, Bartr.	1.702	11,94	142,50	11,76	0	8,20	0
Caracara............	Polyborus tharus, Mol.	1.209	10,65	113,40	7,78	0	6,80	0
Buse	Buteo vulgaris, Leach.	790	9,24	85,40	12	0	14	0
—	—	770	9,16	84	7,28	0	8,60	0
Milan...............	Milvus ictinus, Savig.	720	8,96	80,30	7,50	0	9,30	0
Épervier brun........	Accipiter fuscus, Gm.	297,30	6,67	44.50	4,50	0	10	0
Chasseur géant.......	Dacelo gigas, Bodd.	287,30	6,50	43,50	2,86	0	6,50	0
Crécerelle	Tinnunculus alaudarius, Gm.	242,10	6,20	38,80	3,60	0	9,20	0
Épervier............	Accipiter nisus, L.	121	4,90	24,40	3,23	0	13,20	0

Carnivores insectivores (Rapaces nocturnes).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Hulotte..............	Syrnium aluco, L.	491	7,88	62,20	1,6	0,45	2,50	0,50
Chevêche............	Athene noctua, Scop.	162,50	5,46	29,70	1,2	0,2	4	0,30

Carnivores piscivores (Grands Échassiers...).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Marabout............	Leptoptilus crumeniferus, Less.	6.120	18,29	334,50	46,9	0	13,90	0
Cigogne..............	Ciconia alba, Bechst.	3.438	15,09	227,80	23,5	0,5	10,30	0,30
Spatule..............	Platalea leucorodia, L.	1.487	11,41	130,10	17,50	0	13,50	0
Héron bleu...........	Ardea cinerea, L.	1.213,50	10,64	113,80	14,1	0	12,30	0
Aigrette.............	Herodias alba, L.	1.178	10,56	111,50	18,88	0	16,90	0
Héron pourpre.......	Ardea purpurea, L.	878	9,57	91,60	13,50	0	14,70	0
Butor................	Botaurus stellaris, L.	793,50	9,25	85,70	11,40	0,2	13,30	0,20

Testacivores (Petits Échassiers...).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Courlis cendré.......	Numenius arcuatus, L.	855	9,40	90	»	1,6	»	1,70
Outarde canepetière..	Otis tetrax, L.	838	9,42	88,80	»	0,3	»	0,30
Huîtrier-pie..........	Hæmatopus ostralegus, L.	524	8,06	65	4,08	0,3	6,20	0,30
Foulque.............	Fulica atra, L.	517,70	8,02	64,40	3,80	2,5	5,80	3,10
Barge à queue noire..	Limosa lapponica, L.	330,80	6,91	47,80	4,20	»	8,80	»
Poule d'eau..........	Gallinula chloropus, L.	234,50	6,17	38	3,20	1,3	8,40	2,10
Courlis corlieu.......	Numenius phæopus, Lath.	232,60	6.15	37,80	3,45	0,7	9,10	1,10
Grèbe castagneux.....	Podicipes fluviatilis, Tunst.	212	5,96	35,50	5,06	0,35	14,20	0,50
Combattant..........	Pavoncella pugnax, L.	199	5,83	34	1,75		5,10	1,20
Vanneau............	Vanellus capella, Schæff.	180	5,60	31,80	»	0,8	»	1,40
Barge rousse.........	Limosa baueri, Naum.	157,50	5,40	29,10	3	0,4	10,20	0,70
Grèbe castagneux....	Podicipes fluviatilis. Tunst.	150	5,31	28,20	3,40	0,6	12	1,10
Chevalier aboyeur....	Totanus griseus, Briss.	117	4,89	23,90	1,72	0,5	7,10	1
Maubèche...........	Tringa canutus, Briss.	103,50	4,70	22	1,35	0,8	6,10	1,70
Chevalier gambette...	Totanus calidris. L.	88,10	4,45	19,70	1,69	0,55	8,50	1,20

Granivores (Gallinacés, Colombins...).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Coq de bruyère.......	Tetrao urogallus, L.	4.140	16	257,70	6	1,2	2,30	0,70
Poule de prairies......	Tympanuchus cupido, L.	872	9,50	91,20	3,78	0,9	4,10	0,90
Tinamou.............	Rhynchotus rufescens, Gm.	821,70	9,30	87,70	4,60	»	5,30	»
Lagopède blanc......	Lagopus albus, Gm.	482	7,80	61,40	6,25	1,3	10,10	1.60
Perdrix grise.........	Starna cinerea, Charl.	244,80	6,26	39,10	3,40	1,6	8,60	2,50
Pigeon..............	Columba livia, Briss.	260	6,30	40,70	»	1,2	»	1.90
Colin de Californie ...	Lophortyx californicus, Shaw.	195	5,80	33,60	1,30	0,95	3,80	1,60
—	—	175,30	5,60	31,30	1,82	0,8	5,80	1,40
—	—	158,25	5,41	29,20	1,35	»	4,60	»
Râle de genêts.......	Crex pratensis, Bechst.	150	5,31	28,20	»	0,6	»	1,10
Caille...............	Coturnix communis, Bonn.	101	4,65	21,60	1,95	0,75	9	1,60
Tourterelle..........	Turtur auritus, Ray.	91,20	4,50	20,20	2,25	»	11,10	»
Colombe zébrée......	Geopelia striata, L.	51,90	3,73	13,90	1,6	0,7	11,50	1.80

Omnivores (Canards...).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Nandou	Rhea americana, L.	10.555	21,93	481,30	91,84	0,35	19	0,15
Oie	Anser ferus, Schæff.	2.342	13,28	176,3	30	3	17	2,20
Canard sauvage	Anas boschas, L.	1.205	10,64	113,2	13,76	2,3	12,10	2,10
Milouin	Aethya farina, L.	832,20	9,41	88,4	11,25	2	12,70	2,10
Pilet	Dafila acuta, L.	779,50	9,20	84,7	7,22	»	8,50	»
Morillon	Fuligula cristata, Leach.	501	7,94	63	9,60	1,4	15,20	1,70
Siffleur	Mareca penelope, L.	448	7,65	58,5	7,50	2,1	12,90	2,70
Souchet	Spatula clypeata, Briss.	300	6,69	44,8	4,50	1,3	10,50	1,40
—	—	342	7,02	48,9	4,80	1,1	9,80	1,50
Canard carolin	Aex sponsa, L.	395,20	7,33	53,8	6,40	2	11,90	2,70
Sarcelle d'hiver	Querquedula crecca, L.	305	6,70	45	»	1,5	»	2,70
Sarcelle d'été	Querquedula circia, L.	386,50	7,28	53	3	»	5,60	»

Frugivores (Perroquets...)

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Toucan toco..........	Ramphastus toco, Gm.	409,75	7,43	55,10	6,12	0,5	11,10	0,60
Perruche de Swaison.	Trichoglossus Nov. Hollandiæ,G.	136,30	5,15	26,40	5,44	0,2	20,60	0,30
Perruche bouton d'or.	Conurus auricapilla, Licht.	73,50	4,19	17,50	4,75	0,15	27,10	0,30
Calopsitte............	Calopsitta Nov. Hollandiæ, Gm.	72,35	4,13	17,30	4,60	0,5	26,50	1,10
Perruche inséparable.	Agapornis pullaria, L.	34,65	3,26	10,60	2,64	0,175	24,90	0,50

Omnivores (Corvidés).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Corneille.............	Corvus corone, L.	396,10	7,34	53,90	3,50	0,8	6,40	1
Choucas..............	Colæus monedula, L.	218	6,02	36,20	2,50	0,9	6,80	1,50
Geai.................	Garrulus glandarius, l	179	5,63	31,70	2,2	0,65	6,90	1,10
—	—	168	5,51	30,40	1,8	0,6	5,90	1,10
—	—	164,50	5,48	30	2	0,62	6,60	1,10
—	—	128	5,03	25,30	2	»	7,90	»
Pie..................	Pica ecaudata, L.	165	5,48	30	»	0,6	»	1,10
Geai des Incas.......	Xanthoura yncas, Bodd	71,30	4,15	17,10	1,20	0,5	7	1,20

Insectivores (Passereaux).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surfacce du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Sansonnet	Sturnus vulgaris, L.	63,55	3,99	15,90	1,32	0,5	8,30	1,20
Alouette	Alauda arvensis, L.	33,60	3,22	10,40	1,2	0,8	11.50	2,50
—	—	31,70	3,16	10	1,04	0,7	10,40	2,20
—	—	31	3,14	9,86	1,2	0,7	12,20	2,20
—	—	23	2,84	8,08	1	0,7	12,50	2,50
Cochevis	Galerida cristata, L.	20,80	2,75	7,56	0,8	»	10,60	»
Friquet	Passer montanus, L.	23	2,84	8,08	0,8	0.4	10	1,40
Fauvette d'hiver	Accentor modularis, L.	16,80	2,56	6,55	0,9	0,55	13,50	2,20
Rossignol	Aedon luscinia, L.	15,70	2,50	6,26	0,48	0,5	7,70	2
Rouge-gorge	Erythacus rubecula, L.	15	2,46	6,08	0,48	0.25	7,80	1
—	—	14,75	2,45	6,01	0,45	0,3	7,50	1,20
Fauvette à tête noire	Sylvia atricapilla, L.	13,50	2,38	5,66	0,35	0,35	6,20	1,50
—	—	13,40	2,36	5,55	0,36	0,25	6,30	1
Gobe-mouche à collier	Muscicapa collaris, Bechst.	10,30	2,18	4,73	0,36	0,3	7,60	1,40
— noir	— atricapilla, L.	8,80	2,06	4,26	0,36	0,3	8,50	1,50
Mésange tête bleue	Parus cæruleus, L.	10,26	2,17	4,72	0,42	0,15	8,80	0,70
Pouillot	Phylloscopus trochilus, L.	7,35	1,94	3,78	0,225	0,1	6	0,50

Insectivores (Passereaux) *(Suite)*.

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Troglodyte...........	Anorthura troglodytes, L.	10,10	2,16	4,67	0,27	0,25	5,80	1.10
Carouge.............	Molothrus bornariensis, Gm.	47,85	3,62	13,10	0,80	0,75	6,10	2
Cap-Moore...........	Pendulinus melanocephal., Wag.	40,60	3,40	11,80	0,70	0,4	5,90	1,10
Paroare..............	Paroaria cucullata, Lath.	37,35	3,30	11,10	0,99	0,35	8,90	1
Rossignol du Japon...	Liothrix lutea, Scop.	22,30	2,82	7,92	0,48	0,5	6	1,70
Cou-coupé...........	Amadina fasciata, Gm.	18,55	2,60	7	0,36	0,35	5,10	1,30
Foudi................	Fundia madagascariensis, L.	17,15	2,50	6,60	0,35	0,5	5,30	2
Veuve à collier.......	Vidua paradisea, L.	16,60	2,50	6,50	0,49	0,35	7,50	1,40
Ignicolore............	Pyromela franciscana, Isert.	15,32	2,40	6,10	0,33	»	5,40	»
Moineau doré........	Passer luteus, Licht.	11	2,20	4,90	0,38	0,4	7,70	1,80
Cordon bleu..........	Uræginthus phœnicotis, Sw.	9,05	2	4,30	0,36	0,3	8,30	1,50
Bengali vert.........	Stictospiza formosa, Lath.	8,70	2	4,20	0,35	0,4	8,30	2

Granivores insectivores (Passereaux).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Merle	Turdus merula, L.	80	4,30	18,50	1,7	»	9,10	»
—	—	76,10	4,24	17,90	1,82	0,6	10,10	1,40
Bruant	Emberiza citrinella, L.	24,40	2,90	8,41	2,08	0,3	24,70	1
Pinson des Ardennes.	Fringilla montifringilla, L.	22.10	2,81	7,87	1,32	»	16,70	»
Verdier	Ligurus chloris, L.	21,07	2,76	7,62	2,10	»	27,50	»
Pinson	Fringilla cœlebs, L.	20,60	2,74	7,51	1,08	0,4	14,30	0,40
—	—	18,70	2,65	7,04	0,9	0,45	11,50	1,70
Bouvreuil	Pyrrhula europæa, Vieill.	18,95	2,66	7,10	1,2	»	16,90	1,30
—	—	18,90	2,66	7,09	1,04	0,35	14,60	1,30
Linot	Cannabina linota, Gm.	16,77	2,56	6,55	1,2	0,2	18,30	0,80
Chardonneret	Carduelis elegans, Steph.	14,66	2,42	5,98	1	0,15	16,80	0,60
—	—	12,69	2,33	5,44	1	0,12	18,30	0,50
Cini	Serinus meridionalis, Bonap.	11,55	2,26	5,10	1	0,25	19,60	1,10
—	—	10,90	2,21	4,91	1,3	0,2	26,40	0,90
Tarin	Chrysomitris spinus, L.	11,40	2,25	5,06	0,9	0,3	17,70	1,30

Piscivores (Palmipèdes marins...).

NOM FRANÇAIS.	NOM LATIN.	Poids.	Longueur du corps.	Surface du corps.	Surface du ventricule succenturié.	Épaisseur des muscles du gésier.	Rapport de la surface ventriculaire à la surface du corps.	Rapport de l'épaisseur des muscles du gésier à la longueur du corps.
		gr.			cq.	cm.		
Pélican brun.........	Pelecanus rufescens, Gm.	3.334	14,94	223,10	132	0	59,10	0
Pingouin du Cap.....	Spheniscus demersus, L.	2.944	14,33	205,40	49	0	23,80	0
Macreuse	Oedemia fusca, L.	1.110	10,30	107,20	24	0	22,30	0
Goéland argenté......	Larus argentatus, Brunn.	806,50	9,31	86,60	9	1,2	10,30	1,20
—	—	693	8,84	78,30	9	1	11,40	1,10
Guillemot...........	Uria troile, L.	621,50	8,53	72,80	9,80	0,4	13,60	0,40
Pingouin............	Alca torda, L.	608,10	8,47	71,70	»	0,4	»	0,40
Harle................	Merganser serrator, L.	770	9,16	84	17,5	0,2	22,30	0,20
Puffin des Anglais....	Puffinus anglorum, Gm.	305,50	6,73	45	36,16	0,175	80,30	0,20
Macareux............	Fratercula arctica, L.	300	6,69	44,80	6	0,35	13,30	0,50
Goéland pieds bleus..	Larus canus, L.	290	6,61	43,80	6.6	0,5	15	0,70
Mouette rieuse.......	Larus ridibundus, L.	230	6,10	37,50	3,64	0,9	9,70	1,40
—	—	220	6	36,40	2,97	0,8	8,10	1,30
—	—	205,60	5,90	34,80	3,15	0,75	9	1,50
Sterne............. ..	Sterna minuta, L.	59	3,89	13,90	1,02	0,5	7,30	1,30

OBSERVATIONS SUR LES LEUCOCYTES GRANULEUX DES SAUROPSIDÉS

Par E. MAX KOLLMANN

DOCTEUR ÈS SCIENCES, PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

INTRODUCTION

Dans deux notes récemment parues aux *Comptes rendus de la Société de Biologie* (Kollmann, 1911 *a* et *b*), j'ai attiré l'attention sur certaines particularités du développement des granulations leucocytaires des Sauropsidés, qui m'ont paru avoir une certaine importance. On trouve chez ces animaux, à côté des mastzellen que nous n'étudierons pas ici, des leucocytes pseudo-éosinophiles (ou plutôt amphophiles) et des leucocytes qualifiés d'acidophiles ou même d'éosinophiles par la majorité de auteurs et dont le protoplasma est bourré de granulations allongées en forme de grain de blé, d'aiguille ou de bacille. Ces dernières formations sont décrites dans le petit ouvrage de Levaditi (1902) sous le nom de *cristalloïdes*, expression qui me paraît très appropriée et que j'emploierai couramment dans la suite. Ces cristalloïdes sont toujours purement acidophiles : ils se teignent par exemple en rose vif ou même en jaune dans le triacide d'Ehrlich, en rose dans le mélange de Giemsa, etc. Ces formations représentent un état définitif, un stade de maturité qui résulte d'une évolution assez complexe. A l'état jeune, ce sont de simples granulations sphériques, amphophiles, prenant dans les colorants basiques bleus une teinte plus ou moins métachromatique. Ces granulations se transforment plus tard en cristalloïdes en diminuant légèrement de volume et en devenant acidophiles. Tels sont les faits que j'ai décrits

dans les deux notes signalées ci-dessus. Il y a lieu, je pense, de les établir sur une base solide au moyen d'une description détaillée et de figures démonstratives.

Ces faits sont-ils donc si importants ? N'y a-t-il pas là une simple particularité histologique ? En réalité, ces faits viennent directement à l'encontre d'une conception encore très répandue parmi les hématologistes. Ceci demande quelques explications ; au surplus, ces préliminaires nous permettront de poser nettement le problème qui nous occupe.

Les hématologistes se divisent toujours en deux camps. Les uns s'en tiennent à la conception originale d'Ehrlich, le père de l'hématologie, et sont convaincus, d'une part, qu'il existe différentes espèces de granulations irréductibles les unes aux autres, par leurs propriétés tant chromatiques que chimiques, et d'autre part, qu'un leucocyte donné ne contient jamais que des granulations d'une seule espèce. Ils sont donc partisans de la *spécificité granulaire* et de la *spécificité leucocytaire*. Les autres pensent, au contraire, qu'un leucocyte peut parfois renfermer plusieurs espèces de granulations. Il n'y aurait donc pas de spécificité leucocytaire. D'aucuns admettent même qu'il n'y a pas de catégories granulaires irréductibles, donc pas de spécificité granulaire. Personnellement, je considère ces deux manières de voir comme complètement établies. En effet, diverses observations ont montré que les granulations peuvent parfois changer de propriétés chromatiques dans le cours de leur développement et que des granulations différentes peuvent coexister côte à côte dans la même cellule. Ehrlich lui-même n'a-t-il pas dès ses premiers travaux décrit des granulations « hétérochromatiques » ? La question pourrait paraître jugée. Cependant beaucoup d'auteurs ne veulent pas admettre ce qui nous paraît si évident. Levaditi, dans son petit livre bien connu (1902), considère bien les granulations hétérochromatiques comme représentant un prostade d'évolution des granulations acidophiles, mais il n'admet aucunement que ce fait vienne à l'encontre de la théorie de la spécificité. *Ces granulations pourraient bien changer de propriétés chromatiques dans le cours de leur développement, mais leur résistance et leur labilité, vis-à-vis de certains dissolvants déterminés, ne se modifieraient jamais.*

A tout âge, elles conserveraient les caractères de solubilité des granulations acidophiles. Levaditi reste donc partisan de la spécificité. Il faut cependant remarquer que, de quelque manière qu'on s'ingénie à retourner la question, la théorie de la spécificité reste toujours atteinte et ne peut plus se soutenir sous sa forme primitive, puisqu'on veut bien admettre que les granulations d'une catégorie déterminée peuvent changer de chromaticité. Nous sommes, en effet, obligés de substituer au critérium chromatique un critérium chimique.

Tout récemment, Blumenthal (1910) a admis que les granulations basophiles du lapin se transforment en pseudo-éosinophiles (amphophiles), mais il a conclu d'une manière singulière. « La fine granulation basophile métachromatique aboutit donc toujours à la granulation pseudo-éosinophile quand celle-ci n'est pas dissoute ultérieurement. » Il n'y a cependant qu'une différence de degré entre la granulation pseudo-éosinophile, ou *amphophile* (pour employer une terminologie moins fâcheuse), et la granulation éosinophile ou *acidophile.* On conçoit difficilement que la granulation basophile, qui a subi en devenant amphophile une diminution de basophilie et une augmentation d'acidophilie, ne puisse continuer et parfaire son évolution et devenir purement acidophile. J'ai personnellement cité un certain nombre d'exemples de ce fait dans un travail récent (1908). Quoi qu'il en soit, Blumenthal pense avoir « dissipé le malentendu » au moyen de la remarque ci-dessus, et reste partisan convaincu de la spécificité : « Une fois la cellule engagée dans une voie déterminée, son orientation reste fixée d'une manière définitive. »

La question de spécificité est donc loin d'être unanimement considérée comme éclaircie. Il y a lieu notamment de rechercher la valeur du critérium chimique dans la définition des différentes espèces granulaires. Nous venons de le voir, c'est là le dernier refuge de la théorie de la spécificité. Est-il exact que les granulations conservent toujours les mêmes propriétés chimiques malgré les changements de chromaticité qu'elles peuvent éprouver ? Les Reptiles et les Oiseaux m'ont permis de faire sur ce point des observations très démonstratives que nous allons rapporter ici.

Enfin, les recherches présentes ont encore un autre côté intéressant. L'histologie qu'on peut qualifier de purement « descriptive » est dès maintenant dans un état assez avancé. Comme l'indique Prenant (1910), de nouveau progrès fondamentaux ne pourront être acquis qu'en essayant de caractériser dans la cellule des substances déterminées et de suivre leurs transformations. L'avenir est donc à la microchimie. Malheureusement ces essais sont plein de difficultés, et les résultats acquis jusqu'ici sont encore très peu nombreux.

Or, les granulations leucocytaires nous offrent pour une étude microchimique un matériel exceptionnellement commode et favorable.

Encore est-il indispensable de coordonner les résultats de l'étude michrochimique avec ceux de l'analyse chromatique ordinaire. Le présent travail, dans mon intention, est destiné à ouvrir la voie à une étude michrochimique des granulations leucocytaires des Reptiles.

I. — HISTORIQUE

L'exposé historique suivant se rapporte exclusivement aux Reptiles et aux Oiseaux. Une étude d'ensemble de la question, un relevé de toutes les observations qui se rapprochent plus ou moins des nôtres nous entraînerait sans grande utilité beaucoup trop loin.

On a examiné le développement des leucocytes chez l'embryon et chez l'adulte ; les résultats ne sont pas toujours exactement superposables dans l'un et l'autre cas. Il n'y a pas lieu de s'en étonner ni d'en tirer une conclusion quelconque, car on sait que les phénomènes de l'embryogénèse ne sont pas obligatoirement identiques à ceux qui aboutissent au remplacement des éléments usés chez l'adulte.

REPTILES. — En général, les auteurs qui ont étudié le sang des Reptiles ont reconnu la présence de granulations sphériques et de cristalloïdes plus ou moins nets (Grünberg, 1901 ; Meinertz, 1902 ; Eberhardt, 1907 ; Hirschfeld-Kassmann, 1908 ; Werzberg, 1911). Parmi ces auteurs, deux seulement ont

tenté de sérier les diverses formes de leucocytes granuleux. Eberhardt a décrit chez *Emys lutaria* (*Cistudo europea*) cinq formes d'acidophiles qui se relient les unes aux autres comme les stades successifs d'une même évolution. Les plus jeunes ont un gros noyau central et renferment quelques granulations sphériques acidophiles. D'autres éléments possèdent un noyau gros et rond mais excentrique et renferment des cristalloïdes peu nombreux plus ou moins nettement acidophiles. D'autres enfin, renferment un mélange de granulations et de cristalloïdes. Ces deux dernières formes cellulaires constituent par rapport à la première, des stades d'évolution plus avancés.

Le stade de maturité serait représenté par des éléments bourrés de cristalloïdes très acidophiles et renfermant un noyau excentrique, ovale ou réniforme, mais quelquefois polymorphe. On observe aussi des cellules assez semblables aux précédentes, mais bourrées, au lieu de cristalloïdes, de granulations sphériques.

Il semble donc bien qu'Eberhardt admette la transformation des granulations sphériques en cristalloïdes, phénomène qui se produirait parallèlement à une augmentation d'acidophilie. Au moins c'est ce que l'on peut conclure de ses observations (1).

Werzberg (1911) a longuement décrit les leucocytes de dix-huit espèces de Reptiles sans tirer de son matériel varié les résultats qu'il aurait pu obtenir. Il se base, pour distinguer différents types de leucocytes « éosinophiles », sur la forme, la structure et la position du noyau. De même, leur enchaînement, car l'auteur admet que ces différents types représentent les stades d'évolution d'un même élément, est établi au moyen des modifications du noyau. On doit donc en déduire l'évolution supposée des granulations, et on arrive ainsi à de singulières conclusions.

On peut, dit Werzberg, distinguer chez les Reptiles deux groupes d'éosinophiles, comprenant, l'un trois, l'autre deux sous-groupes.

A. Cellules de grandeur variable renfermant des granulations sphériques ou polygonales, irrégulières, très nombreuses :

(1) Je n'ai pu me procurer le travail d'Eberhardt. Le résumé ci-dessus de ses observations est donné d'après l'analyse de Werzberg (1911).

a. Cellules à petit noyau unique compact, arrondi, ovale ou aplati et très excentrique;

b. Cellules à noyau plus volumineux, moins excentrique, en forme de bissac, parfois polymorphe ou même multiple;

c. Cellules de petites taille, à noyau unique en bissac, très différent d'aspect de celui des éléments Aa et Ab, en raison de sa structure beaucoup moins compacte. Le protoplasme renferme des granulations arrondies peu nombreuses. On peut leur donner le nom de petits *promyélocytes*.

B. Les éléments de ce second groupe sont généralement volumineux et caractérisés par un noyau très gros et vésiculeux et par la présence dans le cytoplasme de granulations en forme d'aiguille, peu nombreuses, souvent disposées en étoile :

a. Cellules à noyau vésiculeux, clair, arrondi ou en bissac;

b. Cellules à noyau polymorphe ou multiple.

Pour faciliter l'exposé, je donne figure I un schéma construit d'après les données de Werzberg.

Selon cet auteur, la forme Ac peut donner Aa par simple

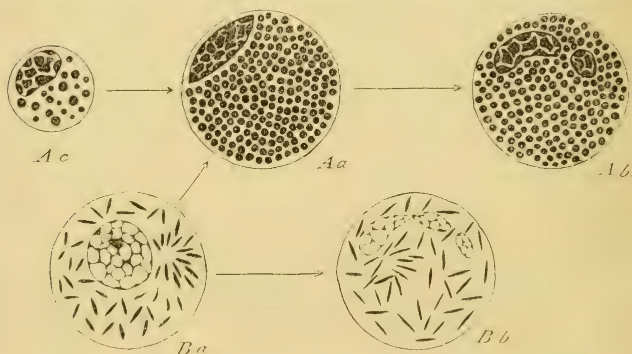


Fig. I. — Schéma d'après les données de Werzberg de l'évolution des leucocytes acidophiles des Reptiles (et spécialement de *Lacerta viridis*). — Ac, Promyélocyte; Aa, Myélocytes à granulations (sphériques ou au moins isodiamétriques); Ba, Myélocyte à cristalloïdes; Ab, Leucocyte à noyau polymorphe et à granulations; Bb, Leucocyte à noyau polymorphe et à cristalloïdes.

transformation : celle-ci peut de même évoluer vers le type Ab. Quant à la forme Ba elle peut d'une part se transformer en Bb et d'autre part donner des éléments Aa; mais, dans ce dernier

cas, il ne s'agit plus d'une simple transformation, mais d'une reproduction par division. Bb ne serait pas une forme jeune de Aa, mais au contraire une cellule mère.

Si on admet cette manière de voir, il en découle obligatoirement que les cristalloïdes de Ba doivent se transformer en granulations de Aa, à moins qu'on ne préfère supposer que les granulations soient des néoformations qui se substitueraient aux cristalloïdes qui eux-mêmes disparaîtraient. Ces deux hypothèses sont-elles vraisemblables, c'est ce que nous verrons plus loin.

Conformément à une terminologie courante, nous pouvons appeler *myélocytes* les formes Aa et Ba et même Ac ; les formes Ab et Bb prendront le nom de *leucocytes*. On réserve en effet le nom de leucocytes aux éléments à noyau polymorphe ou multiple. Les myélocytes, éléments plus spécialement localisés dans la moelle des os, ont toujours, au contraire, un noyau sphérique.

Il résulte encore des travaux de Werzberg qu'on trouve dans le sang de certains Reptiles deux formes de leucocytes, Ab et Bb, dépourvues d'intermédiaires, et constituant le stade terminal de deux phylum cellulaires différents. Or, comme nous le verrons, il n'en est pas ainsi.

Les conclusions de Werzberg s'expliquent par des considérations diverses. Les cellules Ba et Bb de *Lacerta viridis* (seul type dans lequel les éléments A et B coexisteraient côte à côte) sont très évidemment des éléments altérés avant la fixation, par suite des manœuvres de l'étalement du sang. Les éléments qui arrivent en contact intime avec le verre s'étalent très rapidement. Ils constituent alors des disques aplatis de grand diamètre, dans lesquels les granulations, écartées les unes des autres, semblent moins nombreuses que d'ordinaire. La cellule déformée est saisie par le fixateur en cet état. J'ai constaté nombre de fois des faits analogues. On observe beaucoup d'éléments semblables sur les bords des frottis de moelle, et à plus forte raison de sang. Mais il est facile de constater qu'ils manquent totalement dans les points où la couche de frottis, restée plus épaisse, a préservé les leucocytes superficiels du contact du verre. D'autre part, si le noyau des éléments B paraît plus gros, plus clair, moins colorable, c'est qu'il est également

altéré. En réalité, ce noyau est identique à celui des éléments A.

Ce n'est pas à dire que les éléments à cristalloïdes n'existent pas ; nous aurons l'occasion d'en décrire. Mais jamais nous ne leur verrons un noyau particulier ; loin d'être obligés d'admettre qu'ils peuvent se transformer en éléments à granulations, nous rencontrerons, au contraire, des preuves de l'évolution inverse.

OISEAUX. — Les leucocytes granuleux des Oiseaux ont été étudiés avec soin par Bizzozero (1890) et par Denys (1887). Le premier signale très nettement l'existence de leucocytes à cristalloïdes. Il remarque l'affinité des uns et des autres pour les couleurs acides et signale très justement une moindre acidophilie des granulations comparativement aux cristalloïdes. Denys avait fait des observations analogues. Mais jusqu'aux travaux de Dantschakoff on ne semble pas avoir eu la notion des rapports de ces deux sortes de granulations leucocytaires. Pourtant, Lœventhal (1909) décrivait chez les Oiseaux plusieurs espèces de leucocytes éosinophiles et concluait à une évolution de ces éléments : « Les figures 7, 8, 13... 11, 12, 20... Pl. I font ressortir le fait qu'il y a des formes cellulaires éosinophiles sensiblement plus petites et apparemment plus jeunes, et d'autres plus grandes renfermant des noyaux également plus volumineux. » Malheureusement, la technique de Lœventhal (fixation par la chaleur et l'alcool) paraît trop imparfaite ; sans cette faute matérielle, cet auteur aurait probablement vu tout ce que nous rapportons ici.

On doit à Mlle V. Dantschakoff une très bonne contribution à l'étude des leucocytes des Oiseaux. Dans un premier mémoire, (1909 *b*) elle décrit la formation des leucocytes dans le tissu conjonctif de l'embryon. L'auteur s'élève d'abord contre l'idée de Weidenreich, d'après qui les globules rouges dégénérés et phagocytés pourraient se transformer en granulations acidophiles. Or les propriétés chromatiques des fragments d'érythrocytes diffèrent de celles des granulations acidophiles. En effet, les jeunes granulations acidophiles se teignent métachromatiquement dans la thionine et aussi, quoique avec moins de netteté, dans le crésyl-violett. Il y a même dans cette dernière

particularité, un moyen de distinguer les jeunes granulations acidophiles des jeunes granulations des mastzellen. Ce qui nous intéresse particulièrement ici, c'est de constater que les granulations acidophiles passent au début de leur développement par un stade basophile et même métachromatique, ce qui concorde remarquablement avec ce que nous avons observé nous-même chez les oiseaux adultes.

Dans un second travail, Dantschakoff étudie plus spécialement le développement de la moelle osseuse. Elle insiste sur l'existence de deux séries successives de cellules lymphoïdes et notamment de leucocytes granuleux, bien distinctes par leurs caractères et notamment par leur taille.

Les acidophiles définitifs peuvent dériver, soit des gros, soit des petits lymphocytes. L'auteur figure (fig. 13, pl. 45) la transformation chez l'embryon des gros lymphocytes en myélocytes, puis en leucocytes, ainsi que le développement progressif des granulations ; ces dernières ont parfois une forme sphérique et souvent celle d'une larme batavique.

On observe facilement chez l'adulte, dans certaines conditions spéciales (inanition), la transformation des petits lymphocytes en granulocytes; mais ce phénomène paraît accessoire ; les leucocytes granulés descendent plus généralement des gros lymphocytes par l'intermédiaire des myélocytes.

Enfin, Dantschakoff fait très explicitement remarquer (p. 898) que les granulations qui apparaissent sous la forme sphérique se transforment ultérieurement en bâtonnets pointus à une extrémité.

Changement de propriétés chromatiques, transformation de « granulations » en « cristalloïdes », voilà deux notions que nous aurons à compléter et à étendre.

II. — TECHNIQUE

Technique histologique. — Il est superflu de rappeler que la technique est de première importance dans toute question histologique.

J'ai toujours prélevé le sang dans le cœur même au moyen

d'une pipette paraffinée, ce qui évite une altération trop rapide. Ce sang a été fixé immédiatement après son étalement et avec toute la rapidité possible. Il est essentiel d'éviter la dessiccation qui dénature les globules blancs. Le procédé de dessiccation sur lame a fait son temps. Sauf applications particulières bien précises, il ne peut donner que des résultats douteux.

Comme fixateur, j'ai employé le Zenker ou le sublimé très légèrement acétiques. Le Flemming et le Lindsay ont été employés dans certains cas, car ils fixent particulièrement bien les noyaux. Mais ils ne conviennent pas pour l'étude des granulations que souvent ils dissolvent. La fixation par l'alcool, même en évitant la dessiccation préalable, ne donne que de mauvais résultats.

L'étude de la moelle est plus instructive que celle du sang. On trouve toujours et à toute époque de la vie de la moelle dans le fémur des Oiseaux. Elle est plus ou moins riche en graisse, mais, sauf chez de très vieux animaux, elle renferme toujours des éléments lymphoïdes. Je ne suis pas parvenu à étudier la moelle des Ophidiens en raison de l'absence d'os longs. Chez les Tortues il suffit de sectionner le fémur dans sa longueur, d'extraire avec la pointe d'un scalpel un peu du tissu spongieux des épiphyses et de l'exprimer sur une lame pour obtenir un frottis de tissu médullaire. Chez les Lézards, il sera plus facile d'étaler avec la pointe d'une aiguille un peu de la moelle diaphysaire qui contient, à côté d'une grande quantité de graisse, un certain nombre de cellules lymphoïdes.

Les frottis étaient immédiatement fixés au Zenker ou au Lindsay avec toute la célérité désirable. Malgré toutes les précautions, les cellules du bord des frottis se dessèchent, s'étalent et s'altèrent. Il ne faut pas tenir compte de ces éléments.

Pour la coloration, j'ai utilisé les méthodes classiques, Giemsa, triacide, toluidine-éosine-orange, etc.

Enfin, j'insiste sur ce point qui a pour moi une grande importance, je n'ai jamais tenu compte, dans l'appréciation des affinités chromatiques des granulations, des préparations fixées avec les liquides osmiqués, quels qu'ils soient ; ces réactifs

altèrent les affinités chromatiques. Il n'en est pas ainsi du Zenker et du sublimé (1).

Technique microchimique. — J'ai examiné les réactions de solubilité des granulations dans les différents dissolvants des substances albuminoïdes. Ces essais sont pleins de causes d'erreur, malgré leur apparente simplicité. Au début, on obtient souvent des résultats contradictoires; aussi ne doit-on conclure qu'après avoir recommencé et réussi une réaction donnée un grand nombre de fois.

On peut employer deux procédés : ou bien on fait agir le réactif sur les éléments frais et vivants, et on suit au microscope l'effet produit; ou bien on peut faire des frottis qu'on laisse sécher à l'air libre et qu'on traite sans trop de retard par les réactifs dissolvants. Dans le premier procédé, il faut essayer les diverses solutions d'un même corps dans l'ordre de leur concentration croissante. Si on observait une dissolution avec NaCl à 10 p. 100, on n'en pourrait rien conclure avant d'avoir préalablement constaté que les solutions plus faibles, à 2 p. 100 par exemple, sont sans action. On conçoit, en effet, que le sel ne pénètre pas instantanément dans la cellule et que sa concentration aille en croissant jusqu'à ce qu'elle soit devenue égale à celle du milieu extérieur. Enfin il y a une autre difficulté. Les échanges entre les cellules et le milieu ne sont pas exclusivement régis par les lois de l'osmose; il y a de nombreuses exceptions. En un mot, nous ne savons pas exactement ce qui se passe quand nous plongeons nos cellules vivantes dans nos réactifs. Les indications ainsi obtenues ne doivent être acceptées que sous bénéfice d'inventaire.

C'est pourquoi j'ai surtout opéré sur des frottis séchés à l'air libre. La lame est plongée dans le réactif pendant un temps variant de quelques minutes à deux jours, puis fixée à l'alcool ou au Zenker, lavée et colorée comme une préparation ordinaire. Par comparaison avec des préparations normales, on apprécie l'effet de la solution dissolvante.

Quelques précautions sont indispensables. La plus importante consiste dans l'élimination de la graisse qui empêche

(1) Voir, pour cette question de l'influence des réactifs fixateurs sur la chromatophilie des granulations, notre travail de 1908, p. 24-29.

souvent la pénétration du réactif. On peut employer le xylol, l'éther ordinaire bien privé d'alcool ou l'éther de pétrole. On évite ainsi de considérer comme négatives des réactions qui sont en réalité tout autres.

III. — RECHERCHES SPÉCIALES

Cistudo europaea (Emys lutaria).

Historique.

Le sang de cette Tortue, qu'il est très facile de se procurer, a été étudié par Niegolewski, Meinertz, Hirschfeld-Kassmann, Eberhardt et en dernier lieu par Werzberg (1911). Les observations des premiers auteurs ayant été analysées et critiquées très exactement par le dernier nous n'aurons donc pas à y revenir.

Je rappellerai seulement ce fait important que j'ai déjà signalé : Eberhardt reconnaît plusieurs formes de leucocytes granuleux éosinophiles. Il les considère comme des stades d'évolution. Les leucocytes à granulations semblent se transformer, d'après sa description, en leucocytes à cristalloïdes, en subissant corrélativement une augmentation d'acidophilie.

Werzberg décrit les formes suivantes :

a. Mastzellen.

b. Éosinophiles (acidophiles) appartenant à quatre formes différentes : 1° cellules à noyau ovalaire ou aplati à l'un des pôles de la cellule, jamais polymorphe, et possédant une structure compacte ; ce noyau serait peu colorable ; le corps cellulaire est entièrement bourré de granulations en forme de bâtonnet ou d'aiguille et colorables en rose par le May-Giemsa ; 2° cellules à noyau ovalaire ou aplati, plus ou moins excentrique, et fortement colorable ; les granulations sont sphériques et très nombreuses ; 3° cellules à noyau de taille variable, toujours pariétal ; le corps cellulaire renferme un mélange de granulations sphériques et de cristalloïdes ; 4° cellules de petite taille, de la grosseur des lymphocytes à noyau parfois en forme de bissac ; granulations sphériques, peu nombreuses, de taille

variable; ces éléments, appelés promyélocytes, sont la souche des formes précédentes et dérivent eux-mêmes des lymphocytes.

Enfin, Werzberg remarque que la fixation par la chaleur suivie de coloration au triacide permet de constater l'existence dans certaines cellules d'un mélange de granulations colorées, les unes en violet, les autres en rouge cuivré, et d'autres enfin d'une teinte intermédiaire. Dans certaines cellules, il n'existe que des granulations violettes; dans d'autres, rien que des granulations rouges. On remarquera que la *Cistudo europaea* ne possède pas, d'après Werzberg, de leucocytes proprement dits, c'est-à-dire d'éléments à noyau polymorphe. Elle n'aurait que des myélocytes. En résumé, l'évolution serait la suivante :

Gros lymphocyte → myélocyte, ou encore :

Gros lymphocyte → petit lymphocyte → α — promyélocyte → myélocyte.

Quant aux acidophiles, ils appartiennent au type Aa. Il y a lieu de faire remarquer que les granulations acidophiles de la *Cistudo* ont fréquemment une forme de bâtonnet et que, d'après Werzberg les bâtonnets sont caractéristiques des éléments B. Il y a là une contradiction. D'autre part, nous verrons ici les granulations se transformer en bâtonnets; or, admettre avec Werzberg que le type Ba se transforme en Aa, c'est admettre implicitement le phénomène inverse, et c'est là encore une contradiction.

Observations.

Planche I, fig. 27 et 28.

J'ai soigneusement étudié le sang et la moelle osseuse de *Cistudo europaea*. Les observations doivent porter sur des animaux aussi jeunes que possible car la graisse envahit très rapidement les épiphyses des os longs, et les éléments lymphoïdes disparaissent complètement.

J'ai rencontré les éléments suivants :

1° *Petits lymphocytes*. — Leur aspect n'a rien de particulier. On peut admettre avec Werzberg qu'ils se transforment en promyélocytes.

2° *Promyélocytes*. — Leur noyau nucléolé ressemble beaucoup à celui des petits lymphocytes; ils renferment un petit

nombre de grosses granulations sphériques. Leur réaction chromatique est amphophile avec une tendance vers la basophilie; de plus, elles sont nettement métachromatiques avec l'Unna et le bleu de toluidine. J'ajouterai que l'ensemble des caractères de ces éléments les distingue très facilement des jeunes mastzellen.

3° *Gros lymphocytes.* — Ces éléments ne présentent aucune particularité saillante; mais ils peuvent se charger de granulations et passer aux éléments suivants; leur noyau est nucléolé.

4° *Myélocytes.* — Ces derniers sont très nombreux dans la moelle et dans le sang, et assez variables d'aspect. Ainsi que Werzberg l'a remarqué, ils renferment soit des granulations sphériques, soit des cristalloïdes, soit les deux à la fois. Les granulations sont amphophiles et métachromatiques avec les couleurs basiques; les cristalloïdes sont acidophiles, et il y a tous les intermédaires entre les deux types, tant sous le rapport de la forme que sous celui de la chromatophilie (fig. 27 et 28). Souvent les cristalloïdes sont assez courts comme ceux que Werzberg a figurés, mais j'ai rencontré aussi des bâtonnets très allongés et pointus à chacune de leurs extrémités.

Le noyau est central ou plus souvent pariétal, parfois, mais rarement, en forme de rein. Il semble conserver longtemps son nucléole. Au sujet de cette dernière formation, il y a une remarque à faire. Il est souvent très difficile de dire si un gros mononucléaire ou un myélocyte possède un nucléole vrai. Au centre du noyau il existe une masse qui paraît généralement formée de chromatine mais qui, dans certaines préparations, semble plus régulièrement sphérique et plutôt acidophile. Dantschakoff a montré chez les Oiseaux, que le nucléole est logé dans cette masse chromatique. J'ai cherché à refaire cette observation chez les Reptiles, mais sans grand succès, sauf chez *Cistudo europaea*. En colorant successivement par la fuchsine, puis par le vert méthyle, et décolorant ensuite par l'alcool fort, qui dissout peu la fuchsine et beaucoup plus le vert de méthyle, on peut observer le nucléole sous la forme d'une petite sphère rouge logée au milieu d'une masse chromatique ou plutôt d'un karyosome légèrement coloré en vert. On peut parfois réussir la même observation en décolo-

rant lentement à l'alcool des préparations teintes au triacide. Le nucléole est d'ailleurs transitoire et dans la majorité des myélocytes il a disparu.

Enfin, il faut remarquer qu'il n'y a aucun rapport entre l'état d'évolution du noyau et sa position et l'état d'évolution des granulations. Ces deux sortes de formations évoluent à peu près parallèlement mais indépendamment l'une de l'autre.

5° *Leucocytes*. — Werzberg ne décrit pas de leucocytes proprement dits, c'est-à-dire d'éléments à noyau polymorphe. Il en existe cependant dans le sang et même dans la moelle, mais ils sont assez rares. Ils sont toujours bourrés de cristalloïdes très allongés. Le noyau est généralement composé de deux parties reliées par un pont très étroit.

Caractères microchimiques. — Les granulations amphophiles sont insolubles dans l'eau ; au moins, ce n'est qu'après vingt-quatre à trente-six heures de réaction que se manifestent des traces d'attaque. Elles sont difficilement solubles dans SO^4Mg et NaCl à 1 p. 100. La dissolution par les solutions salines étendues ne commence qu'après deux ou trois heures et elle n'est complète qu'en six à huit heures. De plus, il est remarquable de constater que la résistance des granulations semble être en raison directe de leur basophilie. Les plus grosses, qui sont aussi les plus basophiles et les plus métachromatiques, sont celles qui résistent le plus longtemps aux actions dissolvantes de l'eau distillée et des sels neutres en solution étendue.

Mais inversement, les granulations, quelle que soit leur réaction, se dissolvent complètement et presque instantanément dans NaCl à 10 p. 100.

Quant aux cristalloïdes, ils sont très rapidement solubilisés dans l'eau distillée, dans les solutions de sels neutres étendues ou concentrées. Il y a donc, au point de vue microchimique, un constraste très net entre les granulations et les cristalloïdes.



Testudo graeca.

Historique.

Le sang de cette espèce a été examiné par Werzberg, qui a décrit les formes cellulaires suivantes :

1° Mastzellen nombreuses à grosses granulations arrondies se teignant en violet rougeâtre dans le May-Giemsa. Le noyau est central, rond et clair.

2° Éosinophiles à noyau variable, tantôt excentrique et aplati, antôt plus ou moins central et arrondi ; parfois la cellule est binucléée. On peut distinguer les variétés suivantes : cellules à cristalloïdes, cellules à granulations sphériques, cellules à granulations mélangées. Granulations et cristalloïdes se colorent d'après Werzberg en rouge vif par le May-Giemsa.

Aucun de ces éléments n'est figuré par l'auteur.

Observations.

Planche I, fig. 18 à 22.

Abstraction faite des mastzellen, on peut rencontrer dans le sang de cette Tortue les éléments suivants :

1° Des petits et des gros *lymphocytes* ;

2° Des *myélocytes* qui de toute évidence descendent directement des gros lymphocytes. Les formes les plus jeunes (fig. 18) parmi ces myélocytes renferment un petit nombre de granulations sphériques remarquables par leur amphophilie tendant vers une basophilie accentuée et s'accompagnant d'un pouvoir métachromatique très net.

Parmi les formes les plus évoluées, signalons : des éléments à granulations sphériques mélangées ; des éléments à cristalloïdes courts en forme de grain de blé, parfois mélangés de quelques granulations amphophiles non transformées (fig. 20) ; enfin des éléments bourrés de cristalloïdes allongés. Ces derniers sont extrêmement acidophiles, car ils présentent une affinité particulièrement marquée pour l'orange G du triacide. Or, on sait qu'il existe au point de vue de l'acidophilie une sorte de hiérarchie entre les matières colorantes. Les

granulations qui se teignent très facilement par l'orange G peuvent être considérées comme extrêmement acidophiles. Parfois, des granulations non transformées se rencontrent au milieu des cristalloïdes, preuve, s'il en est, de la parenté des éléments à granulations et des éléments à cristalloïdes.

On n'observe pas chez *Testudo graeca* de vrais leucocytes à noyau polymorphe. Remarquons enfin que les éléments lymphoïdes du sang ont, en grande majorité, un noyau lenticulaire pariétal et des cristalloïdes allongés (fig. 21). C'est là évidemment la forme la plus évoluée.

Réactions michrochimiques. — Elles sont identiques à celles de *Cistudo europaea*.

Clemnys leprosa.

Planche I, fig. 23 à 26.

Cette Tortue a fourni à l'observation une moelle épiphysaire assez abondante, peu chargée de graisse, et composée de très beaux éléments d'assez grande taille. On y décèle facilement les formes cellulaires suivantes :

1° *Mastzellen à noyau sphérique* ; type lymphocytaire.

2° *Gros lymphocytes.* — Beaux éléments à noyau sphérique, bien central, pourvu d'un réticulum chromatique grêle et de un à trois nucléoles arrondis. Le protoplasma est légèrement basophile. Quelques-uns commencent à se charger de granulations amphophiles ; nous passons ainsi aux myélocytes (fig. 23, 24).

3° *Myélocytes.* — On peut distinguer diverses formes qui représentent des stades d'évolution successifs.

a. Gros éléments à noyau plus ou moins pariétal, en général, mais non toujours, dépourvu de nucléole. Le réticulum chromatique tend à se condenser et à former des karyosomes peu nombreux. Dans son ensemble, la taille du noyau diminue. Le cytoplasme a complètement perdu sa basophilie ; il renferme toujours un certain nombre de granulations assez grosses, sphériques, amphophiles avec tendance vers la basophilie. L'Unna et le bleu de toluidine leur donnent une teinte métachromatique bien nette.

b. Dans cette seconde forme, le noyau est toujours parié-

tal, et dépourvu de nucléole. Quant aux inclusions, on peut distinguer : des granulations amphophiles sphériques ; des granulations également sphériques et amphophiles comme les précédentes, mais en différant par une acidophilie plus accentuée et par une basophilie moindre ; enfin des cristalloïdes purement acidophiles. Ces diverses sortes d'inclusions sont mélangées, suivant les cellules, dans un ordre et une proportion qui défient toute description.

Il y a donc tous les passages possibles entre ces éléments et les véritables leucocytes. Mais il y a lieu de remarquer que la transformation des granulations en cristalloïdes se fait sans aucune règle, qu'elle peut commencer de très bonne heure, alors que la cellule ne contient encore que quelques granulations, ou au contraire beaucoup plus tard, quand ces granulations sont déjà très nombreuses.

Inversement, il est fréquent de rencontrer des leucocytes à cristalloïdes typiques contenant encore quelques rares granulations non transformées.

3° *Myélocytes à cristalloïdes.* — Ces derniers (fig. 25, 26), qui sont très nombreux dans le sang, moins abondants dans la moelle, sont toujours d'une taille un peu moindre que les formes précédentes. Le noyau, plus ou moins contracté, est toujours excentrique, souvent tout à fait pariétal, sphérique ou lenticulaire. Il renferme un certain nombre de karyosomes irréguliers. Les noyaux multiples ou polymorphes sont complètement absents dans la moelle de *Clemmys leprosa*. Cette espèce ne renferme donc pas de véritables leucocytes.

Les cristalloïdes sont extrêmement nombreux et très serrés les uns contre les autres. Ils sont relativement peu allongés, vaguement ovalaires et à pointes mousses. Un grain de blé donnera une bonne idée de leur forme. Leur réaction chromatique est purement acidophile. Le Giemsa, le triacide les colorent en rose plus ou moins orangé ou même jaunâtre. Ils ne se teignent aucunement dans les couleurs basiques.

Réactions microchimiques. — Elles sont très nettes. Les cristalloïdes se dissolvent également bien dans le sulfate de magnésie et le chlorure de sodium à 1 p. 100 et dans tous les sels neutres à faible concentration.

Les granulations, au contraire, résistent longtemps à l'eau distillée. Au bout de vingt-quatre heures elles ne sont pas encore sensiblement altérées, alors que les cristalloïdes sont depuis longtemps dissous. Elles résistent également à SO^4Mg et NaCl à 1 p. 100, mais elles finissent cependant par se vacuoliser, puis par se dissoudre au bout de quelques heures. Il est intéressant de constater que cette grande résistance des granulations de la *Clemnys leprosa* coïncide avec une basophilie accentuée.

Lacerta viridis et Lacerta stirpium.

Historique.

D'après Werzberg on trouve dans le sang de *Lacerta viridis* les formes cellulaires suivantes :

1° Mastzellen à noyau sphérique et à grosses granulations rondes colorées en violet par le Giemsa. Ces mastzellen sont du type lymphocytaire.

2° Des « éosinophiles » (acidophiles) qui appartiennent à trois types différents.

Les uns, peu nombreux, sont bourrés de granulations sphériques ou polygonales, se colorant en rouge brunâtre par le May-Giemsa. Leur noyau est petit, plus rarement polymorphe. Les autres, plus nombreux, rappellent par leur aspect général les gros mononucléaires et les leucocytes à noyau polymorphe. Le noyau est arrondi ou polymorphe et de structure peu compacte. Le cytoplasme est légèrement coloré en bleu par le Giemsa et renferme des granulations cristalloïdes acidophiles peu nombreuses. Le dernier type, enfin, est représenté par des cellules peu nombreuses, de grande taille, à noyau rond ou ovale, à structure lâche ; le cytoplasme est légèrement coloré en bleu par le Giemsa (donc basophile) et renferme des granulations arrondies de diamètre variable. Il est vraisemblable, d'après Werzberg, que les deux premiers types ont des relations génétiques, bien que les formes de passage n'aient pas été nettement observées. En résumé, le schéma (fig. I) s'applique très exactement à *L. viridis*. Les éosinophiles, ajoute l'auteur, proviennent vraisemblablement de *lympholeucocytes* à cytoplasme

légèrement basophile dont le noyau a la même structure que celui des myélocytes. Si les deux figures de Werzberg (Pl. II, 52 et 53) sont bien exactes, il est facile de voir qu'il n'avait pas le moins du monde affaire à des « lympholeucocytes » mais tout simplement à des éléments à cristalloïdes dont les inclusions ne s'étaient pas colorées. Le fait est extrêmement fréquent quand les cellules ont subi, avant la fixation, une certaine dessiccation ; cette achromaticité se manifeste alors particulièrement nettement après coloration par le Giemsa, qui est précisément le réactif employé par Werzberg. Lœwenthal (1909) rapporte un exemple analogue. En fixant le sang du Lézard des murailles par la chaleur et l'alcool et colorant ensuite par l'hématoxyline et l'éosine aqueuse, la plupart des cellules éosinophiles semblent remplies de granulations incolores plongées dans un cytoplasme rose : en décolorant à l'alcool à 50°, ce cytoplasme perd son éosine et passe au violacé, tandis que les granulations restent toujours incolores.

Grünberg (1901) puis Werzberg (1911) ont également étudié les leucocytes de *Lacerta muralis*. Le premier de ces auteurs remarque que les éosinophiles se colorent en rouge cuivré par le triacide, mais que l'intensité de la coloration est variable, et aussi que la forme des granulations est essentiellement diverse, sphérique, ovoïde, en bâtonnet arrondi à une extrémité, en aiguille.

Le second décrit des éléments à petit noyau, unique parfois, polymorphe ou multiple, remplis de granulations acidophiles, les unes sphériques, les autres en forme de bâtonnet ou de virgule.

Observations.

Planche I, fig. 30 à 36.

J'ai étudié *Lacerta viridis* et *L. stirpium*. Tous deux m'ont sensiblement donné les mêmes résultats. On y rencontre les éléments suivants :

1° *Mastzellen.*

2° *Gros lymphocytes.* — Ces éléments sont assez volumineux, pourvus d'un noyau à structure lâche. Je rappelle que les lympholeucocytes de Werzberg, qu'on pourrait assimiler à nos gros lymphocytes, ne sont que des granulés méconnus.

3° *Myélocytes.* — Ils sont, comme d'ordinaire, très abondants dans la moelle et très rares dans le sang. Les formes primitives (fig. 32), qui se relient directement aux gros lymphocytes sont peu abondantes dans les individus que j'ai examinés. Évidemment, la moelle de mes animaux n'était pas en prolifération. Ces formes primitives renferment un noyau central dépourvu de nucléole (?) ; le protoplasme est vaguement basophile et contient quelques granulations sphériques amphophiles et métachromatiques aux teintures basiques bleues.

Les autres formes sont plus abondantes. Elles sont très diverses et voici les principales. Les unes, assez volumineuses, ont un noyau sphérique un peu pariétal, de structure assez compacte; les karyosomes sont volumineux et serrés les uns contre les autres. Les granulations sont, ou bien rondes, assez grosses, ampho-basophiles métachromatiques, ou bien irrégulières, plus petites et purement acidophiles; les premières se colorent en bleu par le Giemsa, les secondes en rose clair; le triacide les teint respectivement en violet foncé et en rouge-orangé brillant. De plus, il y a à la fois, sous le rapport de la forme, de la taille et de la chromaticité, tous les passages possibles entre ces deux types.

D'autres myélocytes ont encore un noyau sphérique et excentrique semblable au précédent, mais on y trouve côte à côte des granulations plus ou moins amphophiles et des cristalloïdes acidophiles. Ces derniers sont peu allongés et affectent la forme de grains de blé.

On trouve enfin des myélocytes toujours identiques aux précédents par leur noyau, mais entièrement bourrés de cristalloïdes acidophiles et de granulations amphophiles mélangés, ou bien uniquement de cristalloïdes.

4° *Leucocytes.* — Ces derniers sont surtout abondants dans *Lacerta stirpium.* Ils sont caractérisés par leur noyau plus ou moins polymorphe et parfois même multiple, toujours excentrique. Tous les leucocytes sont bourrés de cristalloïdes acidophiles, peu allongés en forme de grain de blé (fig. 35, 36). Parfois on observe quelques rares granulations amphophiles sphériques, réparties dans la masse des cristalloïdes.

Si nous comparons les descriptions précédentes à celles de

Werzberg, nous serons amenés à identifier nos gros lymphocytes, myélocytes et leucocytes avec ses types Ac, Aa, Ab, et nous admettrons, d'accord avec lui, qu'elles se suivent dans le même ordre évolutif. Par contre, pas plus dans *Lacerta stirpium* que dans *L. viridis*, je n'ai trouvé trace des éléments Ba et Bb, caractérisés par un noyau à structure chromatique lâche et par la présence de cristalloïdes. Or, les éléments B ne se rencontrent, dit Werzberg, que dans le seul *L. viridis*. D'autre part, je suis parfaitement sûr de la détermination spécifique de mes animaux. Il n'y a donc que deux explications possibles : ou bien Werzberg a examiné une autre espèce que le *L. viridis*, ou bien ces formes B n'existent pas en réalité, ce sont des accidents de préparations. Je pense que cette dernière alternative est exacte. En effet, dans les éléments du sang ou de la moelle mal fixés ou ayant subi avant la fixation un début de dessiccation, le noyau perd toute structure et se colore d'une façon homogène. Si ce phénomène se produit incomplètement, le noyau semble posséder une structure lâche rappelant vaguement les noyaux des myélocytes de l'homme. D'ailleurs, si les figures de Werzberg sont exactes, je ne vois pas qu'il y ait de différence essentielle entre les noyaux d'éléments qu'il catalogue B et ceux qui appartienent à la série A (Voy. planche II, fig. 54, 55, 56, 58, 59). Seuls diffèrent la forme et le nombre apparent des cristalloïdes. Mais nous savons déjà que l'altération des A suffit à leur donner, sous ce rapport, l'aspect des prétendus éléments B.

Nous concevons donc l'évolution des leucocytes granuleux de *Lacerta* d'une manière assez différente et aussi beaucoup plus simple que Werzberg. Nous pouvons résumer notre manière de voir par le schéma suivant.

Gros lymphocyte → myélocyte à granulations amphophiles → myélocytes à granulations mélangées → myélocytes et leucocytes à cristalloïdes courts.

Réactions microchimiques. — Elles sont à peu près identiques à celles des Tortues ; en signalant que les cristalloïdes sont solubles dans l'eau distillée, que les granulations amphophiles sont relativement résistantes à SO^4Mg à 1 p. 100 et plus encore à l'eau pure, nous pourrons nous dispenser d'insister plus longtemps.

Tropidonotus natrix.

Le sang de la Couleuvre à collier a été étudié par Niegolewski (1894), Grünberg (1901), Hirschfeld-Kassmann (1908) et enfin par Werzberg (1911). Les observations des trois premiers auteurs sont résumées par Werzberg; je ne crois pas utile d'y revenir.

D'après ce dernier auteur on trouve :

1° Mastzellen histiogènes et lymphocytiformes.

2° Éosinophiles de deux espèces : *a*. — les uns sont petits, pourvus d'un noyau unique et de rares granulations arrondies colorés en violet-rose, répandues dans un cytoplasma légèrement basophile. Ce sont là des formes jeunes, qualifiées par Werzberg de *promyélocytes*; *b*. — les autres sont beaucoup plus nombreux; leur noyau est petit et unique; les granulations sont arrondies, ovales, pointues ou polygonales. Au centre de la masse granulaire on observe souvent un espace libre et clair autour duquel des granulations en général pointues sont régulièrement rangées.

3° Cellules de taille moyenne à noyau pariétal, sphérique ou en bissac; le protoplasme est plus ou moins oxyphile et contient des azur-granula. Ce sont, suivant la terminologie adoptée par Werzberg, des *Myelocytoïd-specialzellen*, autrement dit des myélocytes ayant élaboré des special-granula ou azur-granula. Enfin, on rencontre également des éléments en tout semblables aux précédents, mais en différant par l'absence d'azur-granula; ce sont des lympholeucocytes se reliant aux précédents par tous les intermédiaires possibles.

4° Enfin de *gros lymphocytes* à noyau clair et à protoplasme abondant constitueraient la souche de tous les éléments précédents.

Tropidonotus tesselatus a fourni à Werzberg des résultats sensiblement analogues.

En résumé, cet auteur admet les séries évolutives suivantes :

1. — Gros lymphocyte → petit lymphocyte → promyélocyte → myélocyte éosinophile (type Aa).

2. — Gros lymphocyte → lympholeucocyte → specialzelle.

J'ai imparfaitement étudié les éléments leucocytaires de

Tropidonotus natrix; il est pratiquement impossible d'examiner la moelle osseuse des Ophidiens qui n'existe qu'en infime quantité dans le tissu spongieux des vertèbres.

Laissons de côté la série 2 qui ne nous intéresse pas puisque nous n'envisageons pas ici les special-granula. La série 1 me semble correcte. Cependant, je pense qu'on peut aussi passer directement du gros lymphocyte au myélocyte, et j'ai rencontré des éléments paraissant être intermédiaires entre ces deux formes cellulaires. J'ajouterai que les granulations de ces éléments intermédiaires se colorent en violacé dans le triacide et qu'elles semblent par conséquent un peu amphophiles, tandis que les granulations des myélocytes sont purement acidophiles.

Werzberg signale la présence dans le cytoplasma des myélocytes d'un espace libre plus ou moins étendu, entouré de granulations pointues vers leur extrémité libre et arrondies à l'autre. Il est manifeste qu'elles tendent à prendre la forme de cristalloïdes et que ces cristalloïdes sont des formes d'évolution des granulations sphériques. Ceci est directement en opposition avec la filiation admise par Werzberg. Si en effet Ba était la souche de Aa, il faudrait admettre que les cristalloïdes se transforment en granulations. C'est précisément l'inverse que nous voyons se produire. On pourrait aussi admettre que granulations et cristalloïdes sont des organites différents, qui ne se *transforment* par les uns dans les autres, mais se *remplacent* : il n'en est absolument rien, et nous verrons à propos des Oiseaux une preuve irréfutable de ce fait.

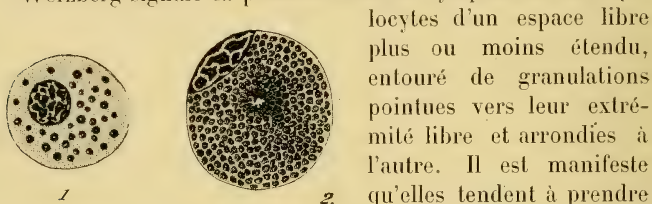


Fig. II. — *Tropidonotus natrix*. 1, Myélocyte jeune renfermant un petit nombre de granulations légèrement amphophiles ; 2, Myélocyte adulte acidophile ; remarquer la forme irrégulière des granulations et les cristalloïdes centraux disposés en étoile.

Ajoutons que les granulations des myélocytes, comme toutes les granulations acidophiles des Reptiles, sont solubles dans l'eau et dans les sels neutres à faible concentration, SO^4Na, NaCl, etc. à 1 p. 100.

Poulet et Canard domestique.
Planche I, fig. 1 à 14.

Je n'ai rien à ajouter au résumé historique que j'ai donné ci-dessus. Je passe donc de suite à l'exposé de mes observations. Les résultats fournis par ces deux espèces étant identiques, une seule description sera suffisante.

J'ai étudié des embryons de Poulet sacrifiés depuis le dixième jour de l'incubation jusqu'à l'éclosion, ainsi que la moelle de Poulets et de Canards agés de quatre à cinq mois.

D'après V. Dantschakoff, il existe deux séries successives de leucocytes et de globules rouges. Il y a donc des proleucocytes et des leucocytes définitifs. Les premiers sont de plus petite taille que les seconds et leur existence est transitoire. L'existence de ces deux séries leucocytaires successives est bien démontrée dans le travail de Dantschakoff. Voici cependant une remarque qui vient à l'appui de cette manière de voir. Vers la fin de l'incubation, entre le quinzième jour et l'éclosion, on observe souvent dans la moelle des leucocytes à cristalloïdes dont la taille est assez grande pour qu'on puisse se demander si on a affaire à des proleucocytes ou à des leucocytes définitifs et si les seconds ne dériveraient pas des premiers par simple transformation. Or, on n'observe aucune forme qui puisse être considérée comme un prostade de ces éléments granulés. Il existe bien, à partir du treizième jour environ, un grand nombre de myélocytes en voie de développement, mais rien ne vient combler l'hiatus entre ces myélocytes et les leucocytes à cristalloïdes alors existants. Ces derniers sont donc de formation plus ancienne et appartiennent à la série des proleucocytes. La transformation des myélocytes en leucocytes définitifs ne se fait qu'à partir du dix-neuvième ou vingtième jour de l'incubation environ (1).

Chez l'adulte, on doit reconnaître que les leucocytes granulés se forment aussi bien aux dépens des petits que des gros lymphocytes. Mais il semble que la première origine soit beaucoup plus

(1) Ces chiffres sont approximatifs. Il y a des variations assez étendues. Mais il y a toujours un stade où les leucocytes définitifs n'existent pas.

fréquente. D'autre part, il y a tous les passages entre les gros et les petits lymphocytes et toutes ces formes intermédiaires semblent pouvoir élaborer des granulations, quel que soit par ailleurs leur état d'évolution.

1° *Gros lymphocytes.* — Ils sont très volumineux. Leur cytoplasma est légèrement basophile. Souvent on y voit apparaître quelques granulations sphériques amphophiles, ce qui nous mène directement aux éléments suivants (fig. 11).

2° *Myélocytes.* — Si nous comprenons sous ce vocable tous les éléments granulés dont le noyau est encore entier et pourvu d'un nucléole, nous pourrons décrire un grand nombre de variétés. Les plus fréquentes sont les suivantes :

a. Myélocytes à noyau central ou légèrement excentrique. Le protoplasma renferme un mélange de granulations sphériques grosses et fines. Les premières sont amphophiles et assez nettement métachromatiques (Unna, toluidine); les secondes sont également sphériques mais de réaction purement acidophile (fig. 1 et 12).

b. Éléments semblables aux précédents, mais renfermant des granulations amphophiles et de plus des cristalloïdes purement acidophiles (fig. 3).

c. Éléments renfermant des granulations amphophiles peu nombreuses mélangées à de très abondants cristalloïdes ; le noyau est central.

d. Éléments à noyau pariétal renfermant un mélange de granulations acidophiles et de cristalloïdes.

e. Éléments se reliant avec les suivants ; le noyau est un peu échancré et en position plus ou moins pariétale. Le protoplasma renferme un mélange de cristalloïdes et de granulations acidophiles.

3° *Leucocytes.* — Ceux-ci possèdent un noyau plus ou moins polymorphe ou même multiple. Le cytoplasme est entièrement bourré de cristalloïdes plus ou moins allongés en bâtonnet, parfois en grain de blé ou en virgule (fig. 6, 13 et 14). Exceptionnellement, on peut rencontrer quelques granulations amphophiles très peu nombreuses, mélangées aux cristalloïdes. Il y a donc une certaine variété de forme dans les éléments granulés, qui tient surtout à ce fait que l'évolution granulaire

est partiellement indépendante de l'évolution du noyau.

Les détails de la transformation des granulations amphophiles en cristalloïdes acidophiles sont intéressants à suivre chez le Poulet et plus encore chez le Canard (fig. 4 et III). La granulation peut changer de propriétés chromatiques de l'extérieur vers l'intérieur sans changer de forme; ultérieurement, la granulation prend la forme cristalloïde. D'autres fois, le changement de forme se produit en même temps que la réaction chromatique se modifie, et l'inclusion présente pendant un certain temps la forme d'une virgule dont l'extrémité pointue est acidophile, et la tête amphophile. Dans le travail de Dantschakoff on verra représentés un grand nombre de cristalloïdes ayant cet aspect; mais il ne semble pas que l'auteur ait vu une différence de chromaticité entre la tête et la pointe de ces cristalloïdes. Les granulations amphophiles très peu nombreuses qu'on rencontre dans les leucocytes à cristalloïdes sont probablement des têtes non encore transformées.

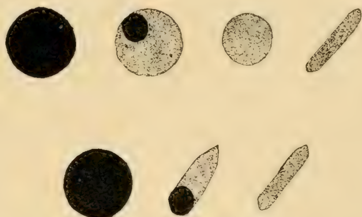


Fig. III. — Transformation des granulations en cristalloïdes (schéma). — En noir, parties amphophiles; en pointillé, parties acidophiles.

Ces détails ont d'ailleurs une certaine importance. Ce n'est plus par une sériation plus ou moins arbitraire que nous sommes amenés à conclure à une transformation des granulations en cristalloïdes; nous saisissons ici la transformation sur le fait. C'est pourquoi nous rejetons absolument l'hypothèse de divers auteurs d'après laquelle ces granulations amphophiles seraient dissoutes et laisseraient en quelque sorte le champ libre au développement ultérieur des cristalloïdes acidophiles. D'ailleurs, les phénomènes que je viens de décrire ont été vus déjà et plus ou moins inexactement interprétés par divers auteurs. Je trouve, par exemple, dans un article de Dominici (1909) des remarques sur la formation des granulations. Certaines granulations basophiles pourraient bourgeonner à une extré-

mité une petite sphère acidophile. Cette dernière se détacherait et formerait ainsi une granulation acidophile. Le phénomène pourrait se reproduire de nouveau plusieurs fois de suite. Il est évident que nous avons, Dominici et moi, observé les mêmes faits, mais que nous les interprétons très différemment.

Caractères microchimiques. — Les propriétés microchimiques des granulations et des cristalloïdes du Poulet et du Canard rappellent ce que nous avons vu chez les Reptiles. Les granulations sont insolubles dans l'eau, tout au moins elles ne sont attaquées que très difficilement. Elles résistent quelque temps dans SO^4Mg à 1 p. 100 mais s'y dissolvent au bout de vingt-quatre à quarante-huit heures.

NaCl à 1 p. 100 agit de même, mais peut-être plus rapidement. Enfin NaCl à 10 p. 100 les dissout très rapidement.

Les cristalloïdes sont presque instantanément solubles dans l'eau, SO^4Mg, NaCl et autres sels neutres à 1 p. 100.

Melopsittacus undulatus.

Planche I, fig. 15 à 17.

J'ai examiné le sang et la moelle fémorale d'un jeune individu de Perruche ondulée, et j'ai rencontré les formes cellulaires suivantes.

1° *Mastzellen.* — Ces éléments assez nombreux sont de petite taille, pourvus d'un noyau arrondi et bourrés de granulations sphériques très régulières. Ces granulations se colorent métachromatiquement par l'Unna et aussi en un rouge violacé par le triacide et le Giemsa. Il est très facile de les distinguer des myélocytes à granulations amphophiles.

2° *Gros lymphocytes.* — Très abondants dans la moelle et très rares dans le sang, ces éléments sont remarquables par leur gros noyau clair pourvu d'un nucléole sphérique et d'un réticulum chromatique assez lâche. Le cytoplasma manifeste une basophilie assez prononcée, surtout sensible à la périphérie. Ils constituent la souche principale des éléments granulés.

3° *Myélocytes.* — Ceux-ci sont extrêmement nombreux dans

la moelle. Ils dérivent des éléments précédents par simple transformation. La taille est à peine plus faible que celle des lymphocytes. Dans un certain nombre de cas, le nucléole est encore visible. Le plus souvent il a complètement disparu. En revanche, la chromatine s'est rassemblée en un certain nombre de karyosomes, parmi lesquels prédomine un karyosome central plus volumineux que les autres. Le cytoplasme a perdu toute basophilie. Mais surtout, quelques granulations parfaitement sphériques et de diamètre un peu variable, ont apparu dans le cytoplasma.

Leur réaction est nettement amphophile, quoique cependant la basophilie soit moins marquée que chez la Poule et le Canard. Après coloration par le triacide, leur teinte est seulement rougeâtre, parfois légèrement violacée, tranchant bien cependant sur le rouge-orangé clair éclatant des cristalloïdes. Avec les teintures basiques, elles manifestent, suivant la règle, une légère métachromasie, d'autant plus sensible que la granulation est plus grosse et plus fortement colorée.

Entre ces myélocytes et les leucocytes proprement dits à noyau polymorphe, il y a tous les intermédiaires possibles ; voici quelques-unes des formes qu'on peut décrire (fig. 15 à 17) :

a. Cellules à noyau central ou sub-central et sphérique ; granulations et cristalloïdes mélangés ;

b. Cellules à noyau sphérique et central ; cristalloïdes ;

c. Cellules à noyau en forme de rein ou bilobé ; granulations et cristalloïdes mélangés ;

d. Cellules à noyau en rein ou bilobé, mais contenant exclusivement des cristalloïdes.

La description ci-dessus démontre à l'évidence que l'évolution nucléaire n'est pas exactement parallèle à celle des inclusions.

4° *Leucocytes*. — Enfin, les leucocytes acidophiles à cristalloïdes sont très nombreux. On peut en distinguer deux catégories :

1° De petits éléments à noyau toujours polymorphe, qui constituent, par rapport aux autres leucocytes, des éléments isolés ; très vraisemblablement ce sont des leucocytes embryonnaires (Voy. Dantschakoff) ;

2° Des éléments de taille plus élevée; le noyau est polymorphe ou même multiple.

Les cristalloïdes sont toujours bien nettement formés, longs de 2,5 μ à 3 μ et larges de 0,5 μ. Ils semblent disposés sans ordre apparent. Leur réaction est toujours parfaitement acidophile.

Réactions microchimiques. — Elles sont essentiellement les mêmes que dans tous les cas précédents. Les cristalloïdes sont solubles dans l'eau distillée et les solutions étendues de sels neutres; les granulations sont insolubles dans l'eau, mais ne résistent qu'un certain temps à NaCl ou SO^4Mg à 1 p. 100. Cette résistance des granulations aux agents dissolvants est moins accentuée que dans tous les exemples que nous avons étudiés jusqu'ici. C'est ainsi qu'elles commencent à être attaquées par NaCl et SO^4Mg à 1 p. 100 au bout d'une demi-heure à trois quarts d'heure, et même par l'eau distillée au bout de douze à vingt-quatre heures. Quoi qu'il en soit, elles sont toujours plus résistantes que les cristalloïdes, qui sont instantanément solubles dans l'eau. Cette labilité relative des granulations de la Perruche ondulée est à rapprocher de leur faible basophilie; on est en droit de conclure que la basophilie et la résistance aux agents dissolvants marchent de pair. Il y a là une conclusion intéressante sur laquelle nous reviendrons en terminant.

Autres oiseaux.

En dehors du Poulet, du Canard domestique et de la Perruche ondulée, j'ai examiné la moelle osseuse de quelques autres Oiseaux. Ce sont les suivants :

Passereaux.

Moineau (*Passer domesticus*).
Hirondelle (*Hirundo rustica*).
Traquet (*Saxicola oenanthe*).
Mésange (*Parus caeruleus*).
Alouette (*Alauda cristata*).
Pipi des prés (*Anthus pratensis*).
Pouillot (*Hypolais icterina*).

ÉCHASSIERS.

Vanneau (*Vanellus cristatus*).

Pluvier (*Charadrius morinellus*).

Chez tous ces Oiseaux, sans exception, j'ai retrouvé les leucocytes à cristalloïdes acidophiles et les leucocytes à granulations amphophiles avec tous les termes de passage. Le Moineau et l'Hirondelle sont remarquables par leurs cristalloïdes très allongés. La dernière se distingue par la métachromasie particulièrement nette de ses granulations amphophiles. Ces granulations sont extrêmement résistantes aux agents dissolvants. Les cristalloïdes, selon la règle, se dissolvent très rapidement, même dans l'eau distillée.

Les trois individus de *Saxicola* que j'ai examinés se faisaient remarquer par l'abondance extraordinaire de leurs gros lymphocytes.

Le Pouillot se distingue par la résistance très accentuée de ses granulations amphophiles aux agents dissolvants.

Enfin, les *Anthus pratensis* sont dépourvus de cristalloïdes. Ils possèdent, en lieu et place, de grosses granulations sphériques acidophiles.

IV. — OBJECTION POSSIBLE

Je dois répondre par avance à une objection possible. Ceux qui, comme moi, examineront la moelle osseuse des Oiseaux et surtout celle des Reptiles constateront que les cellules à granulations amphophiles ou à granulations d'affinités différentes mélangées sont fréquemment détériorées. D'autre part, il n'est pas toujours facile de retrouver ces éléments à granulations mélangées dans les examens du sang frais ou dans la moelle dissociée dans un liquide indifférent. Il y a donc lieu de se demander si l'écrasement de la moelle dans la confection des frottis et la détérioration inévitable d'un certain nombre de cellules ne sont pas la cause de la transformation d'un certain nombre de cristalloïdes en granulations. L'objection a sa valeur puisque notre argumentation repose esentiellement sur l'existence des éléments à granulations et à cristalloïdes mélangés

faisant le passage des leucocytes acidophiles aux amphophiles. On conçoit, en effet, que des cristalloïdes plus ou moins complètement isolés de leur protoplasma peuvent, suivant les hasards de position, se dessécher ou s'hydrater plus ou moins irrégulièrement et se transformer en granulations sphériques. Au sujet des acidophiles du Cobaye, Levaditi (1902) a remarqué que ces organites peuvent se présenter, tantôt sous la forme de cristalloïdes, tantôt sous celle de granulations sphériques suivant le procédé de fixation employé. Il est bien vrai que, dans notre cas, il existe une différence de chromophilie entre les granulations et les sphérules. Mais ceci encore ne prouve pas grand'chose, car la coloration est sans doute, au moins en partie, un phénomène physique. Les granulations sont composées de colloïdes et l'on conçoit que des différences dans les conditions de la coagulation puissent modifier la chromophilie.

Cette objection n'a pas de valeur. En examinant soigneusement, dans une préparation bien faite, les leucocytes parfaitement intacts, on finit toujours par en trouver un certain nombre qui renferment un mélange de granulations et de cristalloïdes, et, en continuant l'observation un certain temps, on finit par se convaincre que seul le rapprochement des inclusions empêche de découvrir le mélange au premier coup d'œil. Enfin, en examinant un peu de moelle dissociée dans un liquide indifférent (liquide de Pictet), on peut également observer à l'état parfaitement intact les éléments à cristalloïdes, les éléments à granulations, et les éléments à inclusions mélangées. Ces dernières sont même bien plus faciles à découvrir que sur des préparations fixées et colorées.

En un mot, l'observation du vivant se superpose à l'observation des préparations, preuve décisive que les particularités démontrées par ces dernières ne sont pas des artefacts.

V. — CONCLUSIONS

Résumons tout d'abord les résultats acquis; nous verrons ensuite quelles conclusions générales ou en peut tirer.

Les leucocytes granuleux des Sauropsidés (abstraction faite

des Mastzellen dont l'histoire est toute différente) subissent dans le cours de leur développement des transformations marquées, tant sous le rapport de leur corps cellulaire, noyau compris, que sous celui de leurs inclusions.

Ils dérivent de cellules uninucléées, qui sont généralement des gros lymphocytes (mais parfois aussi des petits lymphocytes) (Dantschakoff, Werzberg). Le noyau des gros lymphocytes prend une structure plus compacte, ses karyosomes deviennent beaucoup plus gros; de plus, il reste rarement sphérique, prend la forme d'un bissac, peut devenir polymorphe, ou même se fragmenter en plusieurs parties. Autrement dit, le mononucléaire se transforme en myélocyte, puis en leucocyte proprement dit. Rien de tout cela n'est spécial au groupe qui nous occupe. Cependant, l'évolution peut s'arrêter au stade de myélocyte, ce qui ne semble pas se produire chez les Mammifères; mais on peut en observer des exemples dans tous les autres groupes d'animaux, y compris les Invertébrés.

Les inclusions apparaissent toujours sous la forme de *granulations* sphériques de réaction amphophile et métachromatique. Autrement dit, elles se colorent indifféremment par les teintures acides ou basiques et prennent avec ces dernières (Unna, toluidine, etc.,) une teinte plus ou moins violacée rougeâtre. Plus tard, ces granulations se transforment en bâtonnets ou en aiguilles qu'on peut désigner sous le nom général de *cristalloïdes;* en même temps, leurs propriétés chromatiques changent; elles perdent progressivement leur basophilie et deviennent purement acidophiles. Il convient de remarquer que la transformation des granulations en cristalloïdes et le changement de propriétés chromatiques sont deux phénomènes qui évoluent parallèlement mais semblent relativement indépendants l'un de l'autre. On trouve, en effet des granulations partiellement acidophiles; toutefois, il convient de remarquer que les cristalloïdes sont *toujours* acidophiles; il semble donc que seule la substance acidophile puisse prendre la forme cristalloïde.

Dans une même cellule, la transformation n'atteint pas simultanément toutes les granulations. Elle se fait progressive-

ment, de telle sorte qu'on rencontre très souvent des éléments renfermant à la fois des granulations amphophiles, des granulations acidophiles et enfin des cristalloïdes, avec tous les états intermédiaires.

Enfin l'évolution nucléaire de l'élément et l'évolution de ses inclusions se poursuivent parallèlement, mais d'une manière tout à fait indépendante. Selon les espèces animales, en effet, les cristalloïdes se rencontrent, soit dans des myélocytes, soit dans des leucocytes proprement dits. Dans une même espèce on peut rencontrer côte à côte des éléments parvenus au même stade nucléaire et renfermant des inclusions à des états d'évolution différents.

Nous avons vu que Werzberg admet l'existence de plusieurs espèces de leucocytes *acidophiles*. Il y aurait même des formes irréductibles les unes aux autres, représentant des stades terminaux de phylums différents. Outre que dans aucun type nous n'avons jamais rencontré toutes ces formes, l'évolution supposée par Werzberg est certainement inexacte, car elle nous oblige à admettre que des cristalloïdes se transforment en sphérules. Or, c'est le phénomène inverse qui se produit.

Ajoutons que la transformation des granulations amphophiles en cristalloïdes acidophiles est un fait qui peut être considéré comme certain. Divers auteurs ont admis la *disparition* des premières et leur remplacement par les seconds ; il n'en est rien et l'exemple du Canard, chez qui nous pouvons suivre la transformation, est absolument démonstratif à cet égard.

Le schéma figure IV résume notre manière de comprendre l'évolution des leucocytes granuleux acidophiles des Sauropsidés. Mais il faut remarquer que ce schéma ne doit pas être pris en quelque sorte au pied de la lettre, car l'évolution nucléaire est en partie indépendante de l'évolution des inclusions. Ce schéma exprime simplement : 1° que les granulations, d'abord amphophiles, se transforment ensuite en cristalloïdes acidophiles ; 2° que le myélocyte se transforme en leucocyte polynucléaire, ou leucocyte proprement dit ; 3° qu'il n'y a qu'une seule série évolutive : ni chez les Oiseaux, ni chez les Reptiles on ne rencontre, contrairement à l'affirmation de Werzberg, plusieurs

espèces complètement distinctes de leucocytes acidophiles (Voy. fig. I).

Au point de vue microchimique, nous avons établi un fait assez intéressant. Les granulations amphophiles ne sont solubles dans l'eau ni dans les solutions étendues de sels neutres

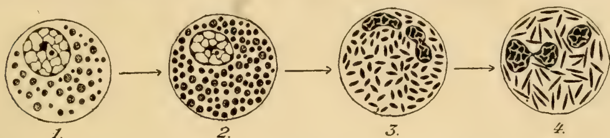


Fig. IV. — Évolution des leucocytes granuleux chez les Sauropsidés. 1, Jeune myélocyte provenant en général de la transformation d'un gros lymphocyte et renfermant des granulations sphériques amphophiles ; 2, Myélocyte avec mélange de granulations amphophiles et de granulations acidophiles ; 3, Leucocyte à cristalloïdes acidophiles courts, en grain de blé ; 4, Leucocyte à cristalloïdes acidophiles allongés. En noir, granulations ou cristalloïdes acidophiles ; en gris, granulations amphophiles.

SO^4Mg, NaCl, etc., à 1 p. 100. Cependant, au bout d'un certain temps (de deux à quarante-huit heures), elles commencent à être attaquées, surtout par les solutions salines, et même par l'eau distillée. Par contre, elles sont très rapidement solubilisées dans NaCl à 10 p. 100. Inversement, les cristalloïdes sont immédiatement solubles dans l'eau distillée et les solutions salines. D'autre part, soit qu'on envisage les granulations amphophiles de différentes espèces, soit qu'on envisage les inclusions contenues dans une même cellule, on constate toujours un parallélisme remarquable entre leur résistance à la dissolution dans l'eau et leur basophilie plus ou moins accentuée. Les plus basophiles d'entre elles sont aussi les plus résistantes. On doit conclure de ce fait que la substance basophile est insoluble; l'acidophile, au contraire, est soluble. Dans ces conditions, il est peut-être permis de considérer les granulations comme formées par un mélange de deux substances, en proportions variables. Selon que l'une ou l'autre serait en majorité, la granulation serait plus ou moins facile à dissoudre. Les cristalloïdes seraient entièrement constitués par cette substance soluble. L'élimination de la substance insoluble et basophile caractériserait chimiquement la transformation de la granulation en cristalloïde.

Les faits que nous venons de rapporter en détail contredisent

complètement la théorie de la spécificité chromatique et leucocytaire. Nous voyons, en effet, des granulations *amphophiles* (pseudo-éosinophiles, gran. β) qu'aucun hématologiste ne pourrait, sur le vu de leurs réactions chromatiques, se refuser à considérer comme telles, se transformer en *acidophiles* (gran. α) parfaitement caractérisées. D'autre part, ces amphophiles sont plus ou moins métachromatiques, particularité habituellement considérée comme caractéristique des Mastzellen-granula. Enfin, il est impossible de soutenir que les granulations ne peuvent changer de nature chimique. Ce dernier refuge de la théorie de la spécificité granulaire est insoutenable. Nous voyons, en effet, leur labilité vis-à-vis de l'eau ou des solutions salines se modifier profondément et parallèlement aux tranformations chromatiques.

La spécificité leucocytaire est également atteinte, puisque nous voyons coexister dans une même cellule des granulations appartenant à des groupes considérés comme parfaitement distincts par la majorité des hématologistes.

Résumons donc d'un mot : il n'y a pas de spécificité. Ce résultat n'est pas absolument nouveau, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, mais la plupart des hématologistes ne semblent pas en tenir compte. Rappelons simplement que Mlle Drzewina, chez les Ichthyopsidés, a observé des exemples de granulations différentes rassemblées dans la même cellule ; le même auteur a récemment décrit (1910), dans l'œsophage de la Torpille, des faits très analogues à ceux que nous avons rapportés (leucocytes à granulations et leucocytes à cristalloïdes, mélange de granula et de cristalloïdes dans une même cellule, etc.) ; enfin nous avons nous-même conclu dans le même sens à la suite d'une étude d'ensemble chez les Invertébrés (1908).

Une dernière question se pose ici. S'il n'y a pas de spécificité, la classification des leucocytes d'Ehrlich est-elle donc inacceptable, et faut-il la rejeter définitivement ? Je ne le crois pas. Je me trouve ainsi aboutir à la même conclusion que Mlle Drzewina, et pour les mêmes raisons. Dans un mémoire récent paru pendant l'impression du présent travail (Contribution à l'étude des leucocytes granuleux des Poissons, *Arch. anat. micr.* XIII, 1911), cet auteur s'exprime ainsi : « La clas-

sification d'Ehrlich, basée sur les affinités tinctorielles des granulations leucocytaires, bien que sujette à des critiques, dans le cas des Poissons doit être employée (avec les réserves que j'ai indiquées plus haut) de préférence à celle plus récente de Weidenreich, basée surtout sur les caractères morphologiques du noyau et des granulations... » Et en effet, ces caractères morphologiques ne présentent chez les Poissons aucune fixité, des granulations fines ou volumineuses pouvant accompagner des noyaux entiers ou lobés.

Il en est très exactement de même chez les Reptiles. J'ai insisté à plusieurs reprises sur ce fait que l'évolution des granulations et celle du noyau sont en quelque sorte dissociées. Il en résulte une grande variabilité dans l'ensemble des caractères des cellules granulées.

Certes, nous ne pouvons admettre sans réserves les catégories d'Ehrlich. Nous considérons comme démontré le passage de certaines granulations d'une catégorie à une autre. Mais ces réserves faites, la classification d'Ehrlich n'en conserve pas moins une valeur *pratique*. Nous pouvons donc, au moins provisoirement, la conserver et cela d'autant mieux que nous n'avons rien pour la remplacer.

La démonstration de la non-spécificité des catégories granulaires classiques ne nous oblige pas plus à rejeter la classification courante que les idées transformistes n'ont obligé les systématiciens à supprimer les espèces animales et végétales. Il nous suffit simplement d'être avertis qu'il n'y a rien là qui soit absolument fixe.

Août 1911.



OUVRAGES CITÉS

1910 BLUMENTHAL (R). — Comment faut-il envisager la parenté des cellule sanguines chez l'adulte. *Fol. haematol.*, IX, 1910.
1890 BIZZOZERO (G.). — Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmark bei den Vögeln. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 35, 1890.
1908 *a* DANTSCHAKOFF (V.). — Untersuchungen über die Entwickelung des Blutes und Bindegewebes bei den Vögeln. I Die Entstehung der Blutzellen beim Hühnerembryo und der Dottersack als blutbildendes Organ. *Anat. Hefte* Bd. 37, 1908.
1908 *b* ID. — Untersuchungen über die Entwickelung des Blutes und Bindegewebes bei den Vögeln. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 73, 1908.
1909 ID. — Ueber die Entwickelung des Knochenmarks bei den Vögeln und über dessen Veranderungen bei Blutentziehungen und Ernährungstörungen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 74, 1909.
1887 DENYS. — Sur la structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les Oiseaux. *La Cellule*, V. 1887.
1909 DOMINICI (H). — De l'origine lymphatique ou amyloïde des polynucléaires ou leucocytes granuleux à noyaux polymorphes. *Fol. haemato.*, Bd. VIII, 1909.
1905 DRZEWINA (A.). — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. *Arch. zool. exp. et gén.* sér. IV, t. V, 1905.
1910 ID. — Sur l'organe lymphoïde et la muqueuse de l'œsophage de la Torpille (Torpedo marmorata). *Arch. Anat. micr.*, t. XII, 1910.
1907 EBERHARDT (J.). — Ueber die Zellformen des Blutes und des Bindegewebes bei der Schildkröte im normalen und entzundlichen Zustande. *Disst.* Saint-Pétersbourg, 1907.
1901 GRÜNBERG (C.) — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leukocyten. *Arch. f. path. Anat. u. Phys.* Bd. CLXIII.
1908 HIRSCHFELD-KASSMANN (H.). — Beitrag zur vergleichenden Morphologie des weissen Blutkörperchen. *Inaug. diss.* Berlin, 1908.
1910 KENNEL (P.). — Contribution à l'étude du développement et de la résorption de la moelle osseuse des Oiseaux. *Thèse. Univ. Besançon*, 1910.
1908 KOLLMANN (MAX). — Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. *Ann. Sc. nat. Zool.* sér. 9, t. VII, 1908.
1911 *a* ID. — Sur un point du développement des leucocytes granuleux des Chéloniens. *C. R. Soc. Biol.*, t. 71, 1911.
1911 *b* ID. Sur le développement des leucocytes granuleux des Sauropsidés *C. R. Soc Biol.*, t. 71, 1911.
1902 LEVADITI (C.). — Le leucocyte et ses granulations. *Coll. Scientia*, n°s 15 et 16, 1902.
1909 LŒWENTHAL (N.). — Contribution à l'étude des globules blancs du sang éosinophiles chez les animaux vertébrés. *J. Anat. et Physiol.* t. XIV, 1909.
1903 MEINERZ. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der farblosen Blutzellen *Virch. Archiv*, Bd. CLXVIII, 1903.
1894 NIEGOLEWSKI. — Die Erhrlichsche Granulationen der weissen Blutkörperchen bei einigen Tierspecies. *Inaug. Dissert.* Munich, 1894.

1910 Prenant (A.). — Méthodes et résultats de la microchimie. *J. Anat. et Physiol.*, t. XLVI, 1910.

1911 *a* Pappenheim und Ferrata. — Ueber die verschiedenen lymphoiden Zelleformen des normalen und pathologischen Blutes, Leipzig, 1911.

1911 *b* Peppenheim. — Prolegomena. *Fol. haematol.*, Bd. 11, 1911.

1911 Werzberg (A.). — Studien zur vergleichenden Haemozytologie einiger poikilothermer Vertebraten. *Fol. haematol.*, Bd. 11, 1911.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire, au grossissement de 1500 diamètres.

Fig. 1 à 10. Canard. — Moelle du fémur. Zenker, Giemsa.

1. — Myélocyte contenant un mélange de granulations peu nombreuses, les unes amphophiles, les autres acidophiles. Le noyau ressemble beaucoup à celui des gros lymphocytes. Quelques granulations sont en voie de transformation.
2. — Id., mais granulations plus nombreuses.
3. — Myélocyte renfermant des cristalloïdes courts, en grains de blé et quelques granulations amphophiles.
4. — Myélocyte contenant seulement des granulations. On y observe la transformation des amphophiles en acidophiles.
5. — Myélocyte ne renfermant que des granulations acidophiles.
6. — Leucocyte à noyau polymorphe avec cristalloïdes en grain de b lé. Quelques cristalloïdes sont encore en voie de transformation.

7, 8, 9. — Leucocytes et myélocyte à cristalloïdes en grain de blé.

10. — Leucocytes à cristalloïdes allongés.

Fig. 11 à 14. Poulet. — Moelle du fémur: Zenker, Giemsa.

11. — Apparition des granulations amphophiles dans un gros lymphocyte.
12. — Myélocyte avec mélange de granulations acidophiles et amphophiles.
13. — Leucocyte à noyau polymorphe avec cristalloïdes.
14. — Id. à granulations.

Fig. 15 à 17. — *Melopsittacus undulatus.* Moelle du fémur: Zenker, triacide.

15. — Myélocyte : mélange de granulations amphophiles et acidophiles.
16. — Leucocyte : granulations et cristalloïdes acidophiles.
17. — Id. à noyau polymorphe et cristalloïdes allongés.

Fig. 18 à 22. — *Testudo graeca.* Moelle des épiphyses du fémur: Zenker; 18 Giemsa ; 19-22 triacide.

18. — Apparition des granulations amphophiles dans un gros lymphocyte. Le Giemsa ayant coloré très fortement, les granulations sont bleues.
19. — Myélocyte ; granulations acidophiles et amphophiles mélangées.
20. — Id. ; granulations amphophiles et cristalloïdes courts.
21. — Id. ; cristalloïdes allongés.
22. — Id. ; cristalloïdes allongés; quelques granulations non transformées (cette cellule provient du sang).

Fig. 23 à 26. — *Clemnys leprosa.* Moelle des épiphyses du fémur: Zenker, Giemsa.

23. — Apparition des premières granulations dans un gros lymphocyte.
24. — Stade plus avancé.
25. — Myélocyte. Cristalloïde en grain de blé ; quelques granulations non transformées.
26. — Myélocyte à cristalloïdes.

Fig. 27-28. — *Cistudo europaea.* Moelle du fémur : Zenker, Giemsa.

27. — Myélocyte à granulations mélangées.
28. — Jeune myélocyte avec granulations amphophiles et acidophiles mélangées.

Fig. 30-31. — *Lacerta viridis.* Moelle du fémur: Zenker, triacide.

30. — Gros lymphocyte où apparaissent des granulations amphophiles.

31. — Myélocyte à granulations et à cristalloïdes plus ou moins acidophiles.

Fig. 32 à 36. — *Lacerta stirpium.* Moelle du fémur: Zenker; 32-33, triacide; 34-36, Giemsa.

32. — Jeune myélocyte à granulations plus ou moins amphophiles mélangées.

33. — Id. : la cellule est un peu écrasée ; remarquer la forme irrégulière des granulations.

34. — Leucocyte à granulations ; quelques-unes non transformées.

35-36. — Leucocyte à noyau polymorphe et à granulations en grains de blé.

TABLE DES MATIÈRES

NOUVELLES ÉTUDES

SUR LE

PLANKTON DE LA BAIE D'ALGER

Par le Dr C. VIGUIER,
Professeur à la Faculté des Sciences.

(STATION ZOOLOGIQUE D'ALGER).

IV. — TROIS APHRODITIENS PÉLAGIQUES

(Pl. II, III).

Si les dessins qui les accompagnent sont inédits, ces quelques pages ne sont guère que le complément de la dernière partie du mémoire paru dans ce même recueil, il y a quelques mois.

A deux études sur des larves intéressantes de Polychètes, j'avais joint les diagnoses de quelques Annélides pélagiques nouvelles. N'ayant pas alors l'intention de publier isolément les Aphroditiens dont je parlais, j'attendais encore de recueillir d'autres sujets : et je différais, comme je l'avais fait en 1886 pour la *Polynoë pelagica* (C. Vig.), et comme v. Marenzeller, en 1892, pour sa *Nectochæta Grimaldi*, la publication de dessins qui sont loin d'être en tous points satisfaisants.

Si j'ai changé d'avis, c'est que plusieurs des naturalistes à qui j'adressai mon mémoire m'ont paru tout spécialement intéressés par ces Annélides.

M. Gravier me dit qu'il commençait à rédiger un mémoire relatif à celles de la Mission antarctique française. M. Ehlers m'écrivit avoir en mains celles de l'Expédition antarctique allemande. Enfin M. Malaquin m'informa que, s'occupant des Annélides de Monaco, il possédait la *Nectochæta* de Marenzeller,

dont aucune figure n'a paru jusqu'à présent, et qu'il comptait) l'étudier dès la publication complète des Tomoptérides.

En outre, la *Drieschia pellucida* de J. Percy Moore (1903 que je remercie M. R. Southern de m'avoir signalée, avait échappé à mon attention, et par suite n'était pas visée dans la comparaison des types.

Enfin, un examen plus attentif de l'un des anciens clichés dont je parlais m'a fait reconnaître que cette photographie, indiquée par moi comme se rapportant à la *Quetieria*, en diffère assez pour que le sujet, malheureusement perdu, doive être considéré comme le type d'un genre nouveau.

Je donne à cette Annélide le nom de Vincent di Frenna, depuis longtemps déjà matelot pêcheur et garçon de laboratoire de la Station.

D'après ce que permet de constater la photographie, la *Frennia* doit être voisine de la *Quetieria*; mais sa description demeurant incomplète, je la désigne sous le nom de *Frennia dubia* (nov. gen. et sp.).

Afin que les naturalistes qui s'intéressent surtout aux descriptions de types ne soient pas obligés de recourir à mon précédent travail, dont le sujet principal est tout autre, je répéterai, en les rectifiant en divers points, les descriptions et les comparaisons des trois formes dont la planche ci-jointe montre tout ce que j'ai pu constater nettement.

I. **Polynoë pelagica** (C. Vig. 1886).

La *Polynoë pelagica* (C. Viguier) de mon mémoire de **1886** fut le premier Aphroditien signalé comme pélagique à un état où, sans être encore sexué d'une manière apparente, il avait de beaucoup dépassé le dernier stade larvaire.

Les Aphroditiens étant alors considérés comme exclusivement littoraux ou benthoniques, je n'en donnai qu'une diagnose, sans l'accompagner de figures : et je disais, p. 353 de ce travail : « Quant aux animaux dont les pareils n'habitent la surface que pendant la vie larvaire et descendent au fond pendant le reste de leur existence, il devient difficile, quand on les trouve à un certain état de développement, de dire si ce sont

des sujets attardés dans l'existence pélagique, mais qui finiront par habiter le fond, ou bien des êtres qui se sont définitivement adaptés à des conditions d'existence tout autres que celles du reste de la famille. »..... « La question ne saurait guère être tranchée lorsqu'on ne trouve pas de produits sexuels bien développés. Dans cette classe douteuse, je rangerai l'*Ophryotrocha puerilis* de Claparède et Mecznikow, que je n'ai rencontrée que deux fois, et sans produits sexuels développés, bien que le savant genevois dise l'avoir vue chargée de ces produits. J'y mettrai aussi une *Polynoë* à laquelle je m'abstiens pour le moment de donner un nom, mais qui me paraît présenter une véritable adaptation à la vie pélagique. »

J'ajoutais, p. 416 du même travail : « J'ai fait mes réserves, au début de ce mémoire, sur les titres que possède réellement cette *Polynoë* à être considérée comme pélagique. Je ne crois pas devoir la publier pour le moment, la réservant pour un travail sur les Annélides de fond. Je vais seulement en donner une brève description pour la signaler à l'attention de ceux qui s'occupent des animaux pélagiques. Si son habitat venait à être confirmé, elle devrait prendre le nom de *Polynoë pelagica*. »

Cet animal n'a été revu depuis ni par moi ni par d'autres naturalistes. Du moins Lo Bianco (1902, p. 452) ne nous explique-t-il aucunement pourquoi, après avoir parlé de la *Nectochæta Grimaldi* et de la *Drieschia pelagica*, qui, dit-il, se ressemblent beaucoup : « Si nota una grande rassomiglianza fra i dui generi », il ajoute : « Anche il Polynoide trovato dal Viguier nella baia d'Algeri, e che descrisse sotto il nome di *Polynoë pelagica*, e da lui ritenuto como uno stadio giovanile, è una forma molto simile, ma di minori dimensioni della specie del Marenzeller. » Elle est au contraire fort distincte, si la description de Marenzeller et les remarques de Lo Bianco lui-même sont exactes : ce que nous apprendra, bientôt j'espère, le travail annoncé par Malaquin.

Les préparations faites avant le déménagement de notre Station provisoire (dont j'ai dit un mot p. 252 de mon dernier travail) ont été perdues ou détruites à ce moment. Les clichés photographiques ont, au contraire, été presque tous préservés.

J'en ai publié quelques-uns dans mon mémoire de 1902 *Sur la valeur morphologique de la tête des Annélides*, paru dans ce même recueil. Il en est, de ce groupe, resté trois d'inédits : 1 de la *Frennia*, et 2 de la *Polynoë*.

Je ne saurais dire combien d'exemplaires de celle-ci ont passé sous mes yeux ; mais il y en eut au moins 2, puisque j'écrivais : « Le plus grand exemplaire recueilli comptait 16 anneaux + la tête et le pygidium. » Les deux clichés, un à 13 diamètres, de l'animal entier, l'autre, à 28, de son extrémité antérieure, représentent certainement ce sujet-là ; mais, sur le premier, l'extrémité postérieure est devenue un peu indistincte, par suite de l'expulsion de la partie terminale de l'intestin, qui entraîna l'élytre droite du pygidium. Sauf cela, les clichés sont bons ; mais, pour mieux voir les détails, j'en ai fait des agrandissements photographiques, sur lesquels j'ai relevé les contours au simple trait, en accentuant les détails peu visibles sur les positifs. Ces dessins au trait ont été réduits photographiquement.

C'est ainsi que furent obtenues les figures 7 et 8. Quant aux figures 9 et 10, elles ont été relevées au microscope, à la chambre claire, sur le cliché primitif à 28 diamètres.

Les yeux, n'étant pas visibles (l'animal ayant été photographié par transparence, et avant éclaircissement), ne sont naturellement pas portés sur les figures 7 et 8, où le bord antérieur de la tête n'est guère satisfaisant, à cause de la compression subie par le sujet. Mais on lit, p. 416 de mon mémoire de 1886 : « La tête, largement bilobée, porte les yeux postérieurs, fort petits, tout à fait à la région occipitale, et les antérieurs, plus gros, tout à fait sur les côtés, dans la région moyenne. L'antenne médiane, fort grêle, atteint la longueur de la tête et des cinq premiers anneaux ensemble. Les latérales, encore plus grêles, n'ont guère que les deux tiers de la longueur de la tête. Les palpes sont, au contraire, fort développés, et leur diamètre est 3 fois celui de la partie basilaire de l'antenne médiane. Ils s'atténuent brusquement en pointe à leur extrémité, et atteignent la longueur de la tête et des six premiers anneaux. La rame du premier segment a avorté, comme à l'ordinaire, et se trouve réduite à un acicule. Le cirre dorsal, tentacularisé, de ce segment, est un peu plus gros que

l'antenne impaire, et atteint à peu près la même longueur. »

Ces mesures, évidemment, avaient été relevées sur le vivant ; car les proportions indiquées ont changé sur les photographies, par suite de la contraction des appendices. Je l'indiquais déjà dans mon dernier travail; mais je ne pouvais alors vérifier la longueur de l'antenne médiane, dont la pointe, sur le cliché, se projette sur le palpe gauche. L'agrandissement a permis de reconnaître cette pointe ; et j'ai figuré cette antenne redressée : mais sur la figure 8, elle est trop courte de 2^{mm},5. Elle a du reste subi une contraction considérable. Celle des palpes est relativement bien moindre.

La description de 1886 indique aussi qu'il n'y a « rien de particulier à dire des élytres, portées, comme à l'ordinaire, par les anneaux 2, 4, 5, 7, 9, etc. Ce qui frappe surtout chez cet animal, c'est l'aspect particulier de la rame ventrale. On sait qu'elle est très fréquemment composée de soies plus grêles et plus longues que celles de la rame supérieure. Mais, ici, cette différence s'est accentuée, quoique les soies supérieures soient bien développées. La longueur du pied et de la rame ventrale ensemble atteint à peu près 2 fois la largeur du corps dans la région moyenne. Rien à dire de la trompe, qui est tout à fait celle d'une *Polynoë* ordinaire ».

Il est impossible de reconnaître, sur les clichés, l'acicule du premier segment post-oral. Par contre, les figures 8, et surtout 9, du présent travail donnent une bien meilleure idée de la forme des rames ; et la figure 10 montre. en *a*, l'extrémité d'une des soies capillaires et épineuses de la rame ventrale ; tandis que *b* et *c* montrent les extrémités de 2 soies, l'une droite et l'autre courbe, de la rame dorsale, en vue latérale ; et *d* et *e* une partie d'une des soies droites, vue de face, en deux points différents de sa longueur. Le cliché ne permet pas de reconnaître si les stries très nettes qu'elles montrent sont dues à des rangées d'épines ou à des plaquettes.

II. **Quetieria pelagica** (C. Vig. 1911).

Cette jolie Annélide n'est connue, comme les 2 *Drieschia*, et la *Frennia*, décrite plus loin, que par un seul exemplaire. Il en fut longtemps ainsi pour la *Nectochæta Grimaldi*.

L'aspect de l'animal est nettement pélagique.

J'étais à la Station lorsqu'il y fut apporté : je l'ai vu nager dans un des bocaux ; et son allure particulière avait attiré l'attention de M. Quétier, à qui j'ai dédié le genre.

Il m'était malheureusement impossible d'attendre qu'il fût isolé, car je devais aller à l'Université, où j'étais retenu tout le reste du jour. Je n'ai donc revu notre sujet que préparé ; mais, si délicatement qu'eussent été faits le transport sur lame et la fixation, les élytres étaient assez déformées et froissées pour qu'il me parût préférable de ne pas les porter sur le dessin. C'est évidemment pour la même raison que Michaëlsen (**1892**) et J. Percy Moore (**1904**) se sont bornés à décrire, sans les figurer, les élytres de leurs *Drieschia*.

La transparence, remarquée sur le vivant, se retrouve sur la préparation, faite, comme toujours, entre 2 lamelles à recouvrir, à l'aide de mon compresseur à verres mobiles. Les figures 1 à 5 sont relevées sur des photographies. Elles me dispensent de répéter en détail la diagnose que j'ai donnée ; et rectifient la longueur maxima des cirres dorsaux, qui est de $3^{mm},7$, et non $2^{mm},7$, ainsi que me le fait dire une faute d'impression (p. 254).

Il y a pourtant quelques observations à faire. Les traits pointillés de la figure 1 indiquent le contour actuel des sortes de sacs aplatis que sont devenues les élytres. J'avais écrit, pour l'artiste lithographe, une note où je le priais de ne pas les tracer en même temps que le dessin, — afin de n'avoir pas à effacer si la capture d'un autre sujet me permettait de donner un contour meilleur, *qu'il serait toujours facile d'ajouter.* « Ce n'est pas si facile que cela, a-t-il répondu au-dessous de ma note, on risque d'abîmer la planche. »

Comme l'ensemble de la figure 1 est satisfaisant, je préfère n'y demander aucune retouche ; mais je signale l'omission d'une des élytres de gauche, et je prie le lecteur de se reporter, pour les appendices de la tête, aux figures 2 et 4, — les cératophores n'étant pas en proportion sur la figure 1, où le deuxième cirre ventral droit est oublié, et ce qu'on voit de celui de gauche est bien trop gros. Ces appendices sont exactement représentés sur la figure 4, ainsi que l'insertion des palpes.

D'une longueur de 7mm,2, le sujet compte, en arrière de la tête et du premier segment confondu avec elle, 10 segments bien développés, 3 qui le sont beaucoup moins, 3 autre ébauchés, mais déjà reconnaissables, puis la zone d'accroissement et le pygidium.

La tête, courte et large, n'est pas bilobée comme celle de la *Polynoë* et des *Drieschia*. Sur son bord antérieur, très légèrement sinueux, est inséré le cératophore, régulièrement tronconique, de l'antenne médiane, d'abord cylindrique et du même calibre que l'extrémité du cératophore, puis s'amincissant en pointe fine. (Le trait limite entre le cératophore et l'antenne est beaucoup trop marqué.) Les cératophores des antennes latérales sont aussi en troncs de cône, bien plus courts que celui de l'antenne médiane. Ces latérales, courtes, sont larges à leur insertion, mais s'amincissent bientôt en une pointe très grêle. Les palpes, dont l'insertion se voit fort bien sur la figure 4, sont de dimensions très modérées.

Le premier segment du corps n'est reconnaissable qu'aux cirres tentaculaires entre lesquels, soucieux de ne pas détruire le sujet, je me suis abstenu de trop chercher acicule ou soies, qui ont très probablement avorté.

Le cirre tentaculaire inférieur, ou premier cirre ventral, est long de 2mm,2. Le deuxième ventral, dirigé en avant, mesure encore 1mm,6 ou 1mm,7. Il est plus grêle, inséré près de la base du parapode, au-dessous de l'insertion du premier élytrophore, et manifestement affecté au service de la bouche. Tous les autres cirres ventraux sont très courts : 0mm,5 à 0mm,4, et insérés vers le milieu de la longueur des parapodes. La longueur de ceux-ci augmente, comme celle des rames, du deuxième au septième segment. Elle se maintient au huitième, puis décroît peu à peu pour les trois suivants. La diminution est rapide pour les segments 11 à 13, précédant ceux qui ne sont qu'ébauchés en avant du pygidium.

Les élytres sont, comme chez tous les Aphroditiens pélagiques signalés jusqu'ici, sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, etc. Elles alternent avec des cirres dont le premier, ou cirre tentaculaire supérieur, a 2mm,8 ; les suivants, ceux des segments 4 et 6, atteignent 3mm,7 ; le quatrième (segment 8) seulement

1mm,5; le cinquième (segment 10) 0mm,9 ou 1 millimètre. Les segments 6 et 8 étant à peu près de mêmes dimensions, il est à croire que la différence de leurs cirres dorsaux se maintient sur les sujets plus développés. Les articles basilaires de ces appendices sont de taille comparable à celle des élytrophores voisins, et insérés comme eux vers la base des parapodes, ainsi que chez la *Drieschia pellucida*, et non vers leur extrémité, comme chez la *D. pelagica*. Plus développés que ceux de cette dernière espèce, ils sont fort loin d'atteindre la taille considérable qu'on leur voit chez l'autre. Sur les figures 1 et 2, ils se présentent plus ou moins en raccourci.

Les élytres de la région moyenne du corps manquaient déjà sur le vivant; mais il en est resté en place 6; à gauche, la deuxième, la cinquième ou la sixième (plus probablement la cinquième, celle-ci omise par l'artiste), et celle du pygidium; à droite, la première, la quatrième ou la cinquième (plus probablement la quatrième), et celle du pygidium.

Ce n'est pas seulement grâce à leur taille bien moindre que les élytres du pygidium sont restées sans déformation. Elles doivent être plus résistantes que les autres, et leur forme diffère de la leur comme chez la *Polynoë* de la figure 7 : (*él*). Mais les autres élytres de la *Polynoë* étaient résistantes, elles aussi; tandis que les grandes élytres foliacées, et très délicates, de la *Quetieria* ont subi une déformation, dont je n'ai bien compris la nature qu'en examinant la première de droite, dont l'élytrophore est rabattu en avant, et se montre ainsi de profil. On y voit, à découvert, l'insertion de l'élytre : tandis que tous les autres élytrophores se présentent sous des angles divers, mais toujours en raccourci : ce qui offre l'inconvénient de rendre impossible l'appréciation de leur longueur relative. La contraction qu'ils peuvent avoir subie semble, par contre, fort peu de chose; puisque l'élytrophore vu de profil ne montre aucune ride transversale et paraît avoir été fixé en état de turgescence, tandis que les figures 3 et 4 de Moore montrent à l'état de contraction extrême, et sillonnés de nombreuses rides transversales, les élytrophores de sa *D. pellucida*.

W. Michaelsen dit (**1892**, p. 8), en parlant de sa *Drieschia pelagica* : « In folge der starken Ausbildung der Elytrenträger

stehen die Elytren frei und locker. Sie sind von normaler Grösse ; dabei sehr zart (aufgetrieben? — jedenfalls die Oberwand und die Unterwand leicht auseinanderzu zupfen). Sie sind ziemlich regelmässig scheibenförmig, ohne Anhängsgebilde, Tuberkeln oder Franzen ; nur kleine, runde, graue Flecke, die sich bei sehr starker Vergrösserung in Körnchen-Gruppen auflösen, lassen sich auf ihrer Oberfläche erkennen. »

J. Percy Moore (**1904**, p. 796) nous donne sur celles de sa *Drieschia pellucida* les renseignements suivants : « The elytra are attached near the middle by a very limited area, and are readily detached. They are perfectly plain and smooth, without papillæ, cilia or processes of any kind, or any pigment. Instead of having the usual scale-like form, the elytra, when the specimen was taken from the tow-net and still alive, were inflated and spherical, being mere thin-walled vesicles filled with fluid, but certainly entirely closed and without any communication with the cœlom. That this condition may have resulted from rough handling in the net is possible, but seems improbable from the fact that every elytron is in the same condition. An area surrounding thescar of attachment is finely granular; elsewhere the elytron is perfectly transparent. A large part of the back is exposed, the elytra having the aspect of a series of floats attached along the side. »

Cette adaptation serait bien curieuse. Mais il me semble que des animaux à natation aussi active seraient plutôt gênés par tous ces sphéroïdes qui, pour jouer le rôle de flotteurs, devraient être remplis d'un gaz, et non d'un « fluid » dont la densité ne saurait différer beaucoup de celle de l'eau de mer. Il me semble plus probable que les élytres de la *D. pellucida* présentent une exagération de ce que montrent déjà celles de la *D. pelagica*. Nous venons de voir Michaelsen nous dire qu'elles sont fort délicates, peut-être gonflées; et qu'en tous cas leurs deux lames se séparent aisément. Il en est certainement ainsi chez la *Quetieria*, où les élytres demeurées en place sont, à la fixation, devenues des sortes de sacs, auxquels la compression a donné des formes quelconques.

Tout ce que je puis dire, c'est que, grâce à la position du premier élytrophore de droite, on voit très bien que la lame

inférieure de l'élytre a conservé ses rapports avec lui ; et qu'il en est sans doute de même pour les autres, où cette constatation n'est pas possible à cause de l'extrême minceur de la paroi, où l'on ne voit non plus ni tubercules ni franges, mais seulement de petits groupes de noyaux, comme ceux dont parle Michaelsen.

La taille relativement considérable qu'atteindraient ces flotteurs, s'ils étaient ordinairement gonflés, rendrait bien peu efficaces les efforts de natation active, que favorise au contraire la forme aplatie que nous avons constatée sur le vivant.

Les traits pointillés portés sur la figure 1 sont évidemment sans aucun rapport avec la forme, sinon avec la dimension réelle des élytres, qui malheureusement n'ont pas été observées avec exactitude sur le sujet vivant. Ils ne sont destinés qu'à donner une idée de la taille considérable atteinte par ces appendices. En admettant, comme il est probable, que les deux lames de l'élytre sont à peu près inextensibles, mais entièrement souples en l'absence de toute différenciation marginale, le diamètre de la sphère, supposée parfaite, produite par un gonflement complet, ne serait bien que la moitié de celui de l'élytre ; mais l'aplatissement de cette sphère devrait rétablir à peu près, sinon la forme primitive, du moins la surface circonscrite par le contour, s'il n'est pas trop irrégulier.

Le gonflement n'avait pas eu le temps d'être complet sur les trois élytres indiquées ainsi ; et les doubles traits marquent des plis rentrants. Au contraire, le gonflement est complet sur celle oubliée par l'artiste : elle ne présente nulle part un double contour, et semble proportionnellement plus grande.

Comme je l'ai dit (**1911**), et comme on voit sur les dessins, le tube digestif ne présente rien de particulier ; et, pour ce qu'on en distingue, l'armature de la trompe est tout à fait celle des *Polynoë*. L'animal n'est pas encore assez long pour que l'intestin présente des étranglements intersegmentaires.

3. — FRENNIA DUBIA (nov. gen. et sp.).

Cette Annélide ne m'est connue que par le cliché mentionné pages 252 et 257 de mon dernier travail, et que je croyais alors,

faute d'un examen attentif, représenter un autre exemplaire de la *Quetieria*. Le cliché est presque aussi ancien que ceux de la *Polynoë*, et fait comme eux avec le premier appareil, dont on ne se sert plus que lorsqu'il arrive un accident aux châssis des autres. Il doit être toutefois un peu plus récent que les clichés de la *Polynoë* ; car si mon travail de 1886 n'avait pas été déjà publié à cette époque, j'aurais certainement prêté une tout autre attention à cet animal ; et j'en aurais parlé dans ce mémoire, au lieu de me borner à mettre en réserve le cliché et la préparation, en attendant d'avoir un exemplaire intact, ou du moins montrant quelques élytres.

Comme on le voit sur la figure 11, le sujet, comme celui d'après lequel Marenzeller a créé le genre *Nectochæta*, les a perdues toutes, sauf peut-être celles de l'extrémité postérieure. Une grosse bulle d'air, demeurée là, rend indistincts les détails de cette extrémité, et ne permet pas de voir si l'animal a conservé les petites élytres du pygidium.

Il est d'autant plus fâcheux que la préparation ait disparu, que je comptais évidemment sur elle pour compléter les indications données par une photographie prise immédiatement après la fixation, et qui aurait dû être complétée par une autre, prise après éclaircissement, ou tout au moins par des notes sur la position des yeux et des détails de la trompe et des soies.

J'en suis donc réduit à n'indiquer ici que les caractères montrés par une silhouette encore plus opaque que celles de la *Polynoë* ; et sans avoir, comme pour elles, un texte auquel me référer.

Cette silhouette est heureusement fort nette, surtout sur le côté droit de l'image et à l'extrémité antérieure. Mais l'animal est fort contracté ; et, bien que la photographie primitive soit marquée × 13 diamètres, on ne peut se hasarder à donner des dimensions, qui seraient par trop différentes de celles du sujet vivant.

Nous avons procédé, pour ce cliché comme pour ceux de la *Polynoë*, en faisant des agrandissements, pour tâcher de voir les détails des soies. Mais, si elles paraissaient bien au point sur le premier cliché, ces agrandissements ont prouvé qu'elles ne l'étaient pas assez pour montrer si elles avaient ou non des

épines comme celles qu'on voit chez la *Polynoë* et la *Quetieria*.

Tout ce qu'il est permis d'affirmer, c'est que les pieds sont uniramés, et les soies toutes simples.

Le sujet présente 13 segments en avant de la région où la bulle d'air empêche de les compter, mais qui ne semble comprendre que les segments ébauchés, la zone d'accroissement et le pygidium. L'animal était donc au même point de développement que la *Quetieria*.

Les parapodes, longs et étroits, qui sont vus dorsalement sur le côté gauche, se sont, du côté droit, tordus à leur base ; et leur bord ventral est ainsi tout à fait en avant, permettant de bien voir leur hauteur dorso-ventrale et le point d'insertion des cirres ventraux.

Les appendices céphaliques ressemblent assez à ce que l'on voit chez la *Quetieria*. Cependant, autant qu'on peut en juger, la longueur des antennes latérales est plus grande, relativement à celle de la médiane ; et les cirres tentaculaires n'atteignent même pas la longueur de celle-ci. Mais le cliché ne permet pas de reconnaître si les antennes sont portées sur des cératophores, qui seraient alors cachés par une déformation du bord antérieur de la tête, évidemment due à la compression. Les cirres tentaculaires sont écartés l'un de l'autre sur le côté gauche — le supérieur en avant. Du côté droit, ils sont dans leur position normale. On ne reconnaît entre eux ni soies ni acicule.

Les pieds sont uniramés, et se terminent par une languette dépassée très sensiblement par un acicule que la photographie montre nettement. A l'échelle du dessin, sa partie libre devrait être de $1^{mm},2$ sur la quatrième rame. L'artiste a oublié de le reproduire; et, pour les raisons exposées plus haut, je préfère ne pas faire retoucher le travail.

Les parapodes grandissent du premier (deuxième segment) au quatrième, et conservent la même dimension jusqu'au huitième. Les deux suivants décroissent peu : le onzième, et surtout le douzième, sont bien moins développés. Les autres sont indistincts, à cause de la bulle d'air dont j'ai parlé ; et, par conséquent, je ne puis rien dire du pygidium ni des cirres anaux.

Les élytrophores, peu apparents sur le deuxième segment,

grandissent jusqu'au cinquième, sans atteindre une taille comparable à ce qu'on voit chez la *Quetieria*. Ils paraissent élargis au sommet : peut-être parce que la surface où s'attachait l'élytre est plus résistante que le reste. On ne distingue aucune trace de rides transversales. D'après ce que l'on aperçoit sur le sixième segment de gauche, les cirres dorsaux semblent être portés sur des segments basilaires au moins aussi longs que les élytrophores des segments voisins ; mais cela n'est pas visible du côté droit. Les cirres dorsaux 3, 6, 8 sont à peu près de même dimension : le 10 est sensiblement moindre ; puis la taille diminue rapidement.

Les cirres ventraux sont minces, et, sauf le premier, qui est le cirre tentaculaire inférieur, et le deuxième, qui est inséré près de la base du parapode, ils sont insérés aux deux tiers de la longueur des parapodes, qu'ils dépassent de beaucoup. Le deuxième, celui du premier parapode, passe au-dessus de celui-ci, *par une erreur de l'artiste*, et le tubercule dont il paraît sortir n'est autre chose que le premier élytrophore.

Il est malheureusement impossible de voir la forme exacte de la tête et la position des yeux, non plus que l'armature de la trompe. Mais, pour être restés en place malgré l'extrême contraction du sujet, les appendices céphaliques devaient être plus solidement implantés que ceux des deux espèces de *Drieschia*, dont seulement la forme grêle et le point d'insertion des cirres ventraux rapprocheraient notre *Frennia*, mais dont l'éloigne la composition des rames, qui ne sont formées que de soies capillaires : de cela on peut en être d'autant plus sûr que de grosses soies courtes comme celles de ces deux espèces, sinon les papilles qu'elles pourraient porter, seraient très certainement reconnaissables sur le cliché.

Et, d'autre part, les cirres dorsaux et ventraux différencient nettement cette Annélide de la *Quetieria*, avec laquelle un examen trop rapide me l'avait fait confondre.

C'est donc actuellement 6 Aphroditiens pélagiques, et non 4 (ainsi que je le disais p. 259 de mon dernier travail), qu'il nous faut compter. Il est vraisemblable que le nombre s'en augmentera encore.

Pour le moment, ils se répartissent ainsi :

Deux ont les pieds biramés, l'un avec prédominance de la rame inférieure : *Polynoë pelagica* (C. Vig.) [1886]; l'autre avec prédominance de la rame supérieure et des soies bifurquées à la rame inférieure : *Nectochæta Grimaldi* (v. Mar.) [1892].

Quatre ont les pieds uniramés, la rame inférieure subsistant seule : deux avec des soies en voie de simplification : *Drieschia pelagica* (W. Mich.) [1892], et *D. pellucida* (J.-P. Moore) [1904]; et deux avec les soies toutes capillaires : *Quetieria pelagica* (C. Vig.) [1911], et *Frennia dubia* (C. Vig.) [1912].

Peut-être faudra-t-il ajouter à cette liste l'*Herdmanella gracilis* de E. Ehlers [1908], que l'auteur considère comme une forme pélagique de mer profonde, sans toutefois se prononcer définitivement : « Denn es ist nicht ausgeschlossen, wenn auch meines Erachtens nicht wahrscheinlich, dass es Jugendzustände einer bekannten Art sind. »

Les figures 1 à 5 de la planche V de son travail rendent son opinion très vraisemblable ; et, dans le cas où elle serait justifiée, cet animal se placerait dans le premier des deux groupes ci-dessus, les pieds étant biramés, avec prédominance fonctionnelle de la rame inférieure, dont les soies sont capillaires, tandis que la supérieure, réduite à un mamelon, porte de grosses soies contournées.

C'est avec la *Polynoë pelagica* que cette forme présente le plus d'analogies.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1902. — S. LO BIANCO. — Le pesche abissali eseguite col yacht « Puritan », — (Mittheil, a. d. Zool. St. zu Neapel, vol. XIII).

1908. — E. EHLERS. — Die bodensässigen Anneliden aus den Sammlungen der deutschen Tiefsee-Expedition. (Wiss. Ergebniss der deutschen Tiefsee-Expedition auf d. Dampfer « Valdivia ») — Jena, Fischer.

1892. — E. v. MARENZELLER. — Sur un Polynoïde pélagique : *Nectochæta Grimaldi.* — (Bull. Soc. Zoologique de France, vol. XVII).

1892. — W. MICHAELSEN. — Polychæten von Ceylon. — (Jahrbücher d. Hamburg. Wiss. Anstalten, vol. IX).

1904. — J. Percy MOORE. — Some pelagic Polychæta new to the Woods Hole Fauna. — (Proceedings of the Acad. of. Nat. Science of Philadelphia). — Dec. 1903, (issued 1904).

1886. — C. VIGUIER. — Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger, II, Recherches sur les Annélides pélagiques. — (Arch. de Zool. Exp., 2[e] série, vol. IV).

1911. — Id. — Nouvelles études sur le Plankton de la baie d'Alger. — (Ann. d. Sc. Nat., Zoologie, 9[e] série, vol. XII).

EXPLICATION DE LA PLANCHE II-III

Fig. 1. — *Quetieria pelagica*, vue d'ensemble, × 10 (v. le texte, pp. 90, 91, 92).

Fig. 2. — Partie antérieure du sujet, × 20, vue dorsale : *él*, 1[er] élytrophore de droite, rabattu en avant.

Fig. 3. — Partie postérieure, × 20, vue dorsale.

Fig. 4. — Partie antérieure, × 20, vue ventrale : *am* ; antenne médiane; *cd*, cirre dorsal; *c.v.*, cirre ventral. [Les chiffres sont les n[os] d'ordre.]

Fig. 5. — 4[e] rame droite, × 25.

Fig. 6. — Soies × 400 : *a*, une des soies droites; *b*, une des soies recourbées, vue de profil ; *c*, la même, vue de face.

Fig. 7. — *Polynoë pelagica*, × 13 (v. le texte, p. 89) : *él*, élytre du pygidium.

Fig. 8. — Partie antérieure du même sujet, × 26.

Fig. 9. — Une rame, × 56.

Fig. 10. — Soies; × 320 : *a*, soie de la rame ventrale, vue de profil; *b*, soie droite, *c*, soie courbe de la rame dorsale; *d* et *e*, une partie de l'une des soies droites, vue en 2 points différents de sa longueur.

Fig. 11. — *Frennia dubia*, × 15 (v. le texte, pp. 96, 97).

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE GÉNÉRALE DES CARACTÈRES D'ADAPTATION A LA VIE ARBORICOLE CHEZ LES VERTÉBRÉS

Par R. ANTHONY

INTRODUCTION

J'ai voulu dans cette étude essayer de synthétiser, en les complétant sur certains points, les résultats auxquels m'ont conduit les recherches morphologiques d'ordre général ou particulier que, depuis 1898, je poursuis sur les animaux arboricoles et leurs caractères d'adaptation.

Ce que j'ai désiré par-dessus tout a été de conserver à ce mémoire son caractère de synthèse. J'ai été amené, dans ce but, à passer parfois brièvement sur les détails anatomiques spéciaux, me bornant à les signaler lorsqu'ils intéressaient le point de vue auquel je me suis placé.

Lorsque j'ai eu à me baser sur mes travaux antérieurs, je me suis également borné à en résumer aussi succinctement que possible les conclusions, laissant au lecteur le soin de se reporter, pour une documentation plus complète, aux publications originales dont je donne ci-dessous la liste.

Dans quelques cas cependant, notamment en ce qui concerne les Paresseux et les Hippocampes, j'ai dû, en raison de l'insuffisance, souvent même de l'absence complète des documents qui m'étaient indispensables, m'étendre davantage sur les descriptions anatomiques.

LISTE DES PUBLICATIONS DE L'AUTEUR (1898-1911) SE RAPPORTANT A L'ÉTUDE DES CARACTÈRES DE L'ADAPTATION ARBORICOLE (1)

I. — Publications d'ordre général.

1) Modifications musculaires consécutives à des variations osseuses d'origine congénitale ou traumatique chez un Renard. *Bull. Soc. Anthrop.*, Paris, 1901.

2) Du rôle de la compression et de son principal mode dans la genèse des tendons. *C. R. Séances Soc. Biologie*, 1902.

3) Adaptation des muscles à la compression; différents degrés et nouveaux exemples. *C. R. Séances Soc. Biologie*, 1902.

4) Un facteur primordial de la localisation des tendons dans les muscles de mouvement angulaire. *C. R. Séances Soc. Biologie*, 1902.

5) Die Morphogenie oder Lehre von der Enstehung der Formen. *Jahrb. f. Tier und Pfl. züchtung.*, Wien, 1903.

6) Introduction de l'Exposé des titres et travaux scientifiques. Paris, 1905.

7) A propos de l'enseignement de l'Anatomie à l'École d'Anthropologie. *Revue Anthropologique*, 1911.

II. — Publications d'ordre particulier.

8) Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. *Th. Doct. en Médecine*, Paris, O. Doin, 1898.

9) Mémoire sur les organes viscéraux d'un jeune Orang-outan femelle. *Bull. Soc. Anthrop.*, Paris, 1898. — *Rev. de l'École d'Anthrop.*, 1898.

10) Sur un cas d'anomalie du grand pectoral chez l'Homme. *Bull. Soc. Anthrop.*, Lyon 1899. (En collaboration avec J. Henriot.)

11) La polydactylie du membre pelvien chez les Oiseaux en général et les Gallinacés domestiques en particulier. *Journ. Anat. et Physiol.*, 1899. — *Journal de Méd. vétér. et de Zootechnie*, 1899.

12) Le muscle présternal : ses formes fibreuses rudimentaires, leur fréquence chez l'Homme et leur présence chez certains animaux. *Bull. Soc. Anthrop.*, Paris, 1900.

13) Discussion sur les causes de la variation de l'indice céphalique. *Bull. Soc. Anthrop.*, Paris 1901.

14) Notes sur la morphogénie du sternum chez les Mammifères. *Bull. Soc. Anthr.*, Paris, 1901.

15) Discussion sur la marche de la régression des rayons digités au cours de la phylogénie des Mammifères et des Oiseaux. *Bull. Soc. Anthrop.*, Paris, 1902.

16) Introduction à l'étude expérimentale de la morphogénie. Modifications craniennes consécutives à l'ablation d'un crotaphyte chez le chien et considérations sur le rôle morphogénétique de ce muscle. *Bull. Soc. Anthr.*, Paris, 1903. — *C. R. Séances Soc. Biologie*, 1902. — *Journ. de Phys. et de Pathol. générale*, 1903.

17) L'évolution du pied humain. *Bull. Soc. Anthr.*, Paris, 1903. — *Revue scientifique*, 1903.

18) Contribution à l'étude de la morphogénie du crâne chez les Primates. *Bull. Soc. Anthrop.*, Paris, 1904.

19) Le rôle du muscle crotaphyte dans la morphogénie du crâne des Mammifères. *C. R. Ass. fr. des Sc.*, Grenoble, 1904.

20) Note sur la myologie d'un nègre de l'Oubanghi. *L'Anthropologie*, 1905. (En collaboration avec A. Hazard.)

(1) Chacun des titres de mémoires est précédé d'un numéro qui, dans le texte de la présente étude, servira de renvoi bibliographique.

21) Note préliminaire sur les attitudes et les caractères d'adaptation des Édentés de la famille des Bradypodidæ. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 1905.

22) Les conditions mécaniques du développement de l'encéphale chez les Carnassiers et les Primates, et l'évolution de la forme humaine. *Revue des Idées*, 1906.

23) Les coupures génériques de la famille des Bradypodidæ. *C. R. Acad. Sciences*, 1906.

24) Note sur un fœtus de Propithèque et ses membranes. *Ann. des Sc. naturelles. Zoologie*, 1907.

25) Études et recherches sur les Édentés tardigrades et gravigrades. *Arch. Zool. expérim.*, 1907.

26) Les affinités des Bradypodidæ et en particulier de l'*Hemibradypus Mareyi* Anth. avec les Hapalopsidæ du Santacruzien de l'Amérique du Sud. *C. R. Acad. Sc.*, 1907.

27) A propos des caractères anatomiques du *Bradypus torquatus* Ill. *C. R. Acad. Sc.*, 1908.

28) Recherches anatomiques sur les Bradypes arboricoles. *Ann. Sc. naturelles. Zoologie*, 1908.

29) Contribution à l'étude descriptive et morphogénique de la courbure fémorale chez l'Homme et les Anthropoïdes. *Ann. Sc. nat. Zoologie*, 1908. (En collaboration avec P. Rivet.)

30) A propos des caractères de l'*Hemibradypus torquatus* Ill. *Bull. de la Société zoologique de France*, 1908.

31) Nouvelles expériences sur le rôle du muscle crotaphyte dans la constitution morphologique du crâne et de la face. *C. R. Acad. Sc.*, 1909. (En collaboration avec W. B. Pietkiewicz).

32) L'adaptation à la locomotion aérienne chez les Vertébrés. *Revue scientifique*, 1910.

33) Quelques modifications adaptatives secondaires du thorax chez l'Homme. *Rev. de l'Ecole d'Anthropologie*, 1910.

34) L'Encéphale de l'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *C. R. Acad. Sc.*, 1910. (En collaboration avec M. Boule.)

35) L'Encéphale de l'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *L'Anthropologie*, 1911 (En collaboration avec M. Boule.)

Nota. Quelques-uns de ces mémoires d'ordre particulier contiennent un certain nombre de données générales se rapportant au sujet qui nous occupe. Ce sont notamment les nos 13, 16, 18, 20, 22, 28, 30, 31.

La question de l'adaptation à la vie arboricole a été également traitée par l'auteur dans des cours et conférences publics faits depuis 1903 :

Conférences à l'École d'Anthropologie.

- 1903-1904. Les muscles masticateurs chez les Carnassiers et les Primates.
- 1904-1905. Les muscles pectoraux et le muscle présternal chez les Carnassiers et les Primates.
- 1905-1906. Les muscles peauciers chez les Carnassiers et les Primates.
- 1906-1907. La morphologie du cerveau chez l'Homme et chez les Singes.
- 1907-1908. Id.
- 1908-1909. Les vestiges anatomiques ancestraux chez l'Homme.
- 1909-1910. La genèse de la forme humaine. Les caractères d'adaptation à l'attitude verticale chez l'Homme.

Cours à l'École d'Anthropologie.	1910-1911. L'adaptation arboricole chez les Vertébrés et l'adaptation à l'attitude verticale chez l'Homme.
Conférences à la Société d'Anthropologie.	Conférence Broca, 1902. L'évolution du pied humain (voy. n° 17). Conférence transformiste, 1906. La spécialisation fonctionnelle et l'évolulion morphologique des organes. (Non imprimée.)

Conférence à l'École russe des Hautes Études sociales : La recherche des causes en zoologie et l'évolution probable de la forme humaine, 1903. (Non imprimée.)

Conférence au Muséum d'Histoire naturelle (1910), aux Expositions de Locomotion aérienne (1909 et 1910), à la Ligue aérienne (1911), à la Société d'Histoire naturelle du Loir-et-Cher (Blois, 1911) : L'adaptation à la locomotion aérienne chez les Vertébrés (voy. n° 32).

***

Les classifications en sciences naturelles: leur véritable signification. Classifications artificielles. Classifications naturelles. Causes de l'imperfection de nos classifications actuelles : l'insuffisance des connaissances anatomiques, les groupements par convergence, les scissions par divergence. Nécessité de l'étude systématique des types d'adaptation.

Les classifications systématiques, pouvait-on penser jadis, lorsque, avec Cuvier, on considérait les espèces comme immuables, sont le but des siences naturelles. Nous nous rendons compte aujourd'hui que parler ainsi, c'est prendre l'expression de la chose pour sa réalité, confondre l'objet avec son image. Si les classifications ne sont pas le but des sciences naturelles, le fait qu'il en existerait une à l'abri de toute critique, rendant parfaitement compte des relations phylogéniques des formes d'organisation, serait le signe incontestable que le vrai but de la science a été atteint, à savoir la connaissance complète, intégrale et parfaite des êtres. Leur degré de perfection est, en quelque sorte, la pierre de touche qui nous permet d'apprécier qualitativement, sans cesse, l'état de nos connaissances.

Au début d'un travail que nous avons voulu écrire *non seulement pour les anatomistes, mais aussi pour les systématiciens*, il nous a semblé de quelque intérêt d'examiner les conditions générales de perfection des classifications en sciences naturelles, de dénoncer quelques-unes des causes qui font qu'en dépit de l'état avancé de nos connaissances elles sont actuellement encore bien loin d'être parfaites, et d'essayer d'indiquer enfin la voie de recherches qui semble, à notre avis, devoir contribuer le plus à les améliorer dans l'avenir.

On connaît trop la distinction classique entre les classifications artificielles et les classifications naturelles pour qu'il soit besoin d'en parler.

Les premiers naturalistes avaient senti dès l'abord la nécessité de classer les êtres vivants, et cela avant de les bien connaître, ne fût-ce que pour permettre à eux-mêmes et à chacun de se retrouver aisément dans leur multitude. Les premières classifications qu'ils élaborèrent furent nécessairement, étant donnée l'imperfection de leurs connaissances, des classifications artificielles, dont celle de Linné pour la botanique est restée la plus célèbre, et dont les tableaux dichotomiques que contiennent nos flores, et qui permettent à quiconque, en très peu de temps et avec un peu d'habitude, d'identifier une plante vue pour la première fois, constituent la plus parfaite expression.

Le grand intérêt *pratique* des classifications artificielles en sciences naturelles est absolument indéniable, et, l'on a vu tout récemment encore un botaniste moderne, dans un traité descriptif, revenir à l'antique classification linnéenne dont il trouvait, non sans raisons, étant donné le but qu'il se proposait, le maniement plus aisé que celui de toute autre.

Mais, en réalité, les classifications de ce type n'ont rien de commun avec la vérité scientifique ; elles sont comparables à de simples moyens mnémotechniques et, pour qu'elles puissent être établies, il n'est nullement besoin que la science soit faite, ni même qu'elle soit bien avancée.

Pour les classifications naturelles il en est tout autrement. Pour qu'elles soient possibles, il faut, non seulement que la connaissance des faits ait atteint un certain degré de perfection et d'étendue, mais encore que le pourquoi de ces faits, le τὸ διότι, comme disait Aristote, qui seul rend la connaissance vraiment scientifique, ait été nettement élucidé ; et l'on peut même dire que la condition indispensable de leur perfection est que la science elle-même ait été faite et parfaite, au sens le plus large et le plus absolu du mot. C'est pourquoi les classifications qui s'élaborent dans les sciences des êtres deviennent de plus en plus naturelles, à mesure que la science se complète et que les grandes lois biologiques s'établissent.

Dans l'état actuel des choses, et malgré l'importance des

récents progrès réalisés dans les différentes branches de la biologie, nos classifications admises sont encore entachées, pour une grande part, d'artifice, et il est assez aisé de se rendre compte comment il se fait qu'il en soit ainsi.

Cela tient en premier lieu à l'imperfection et à l'insuffisance incontestable de nos connaissances en morphologie (1). Une opinion parfois exprimée veut que l'anatomie soit faite, et qu'en cette voie il n'y ait plus guère à découvrir. Sans même la prendre au pied de la lettre, cette manière de voir nous paraît absolument contraire à la réalité, et il serait facile de montrer par de nombreux exemples que des faits importants au point de vue de la connaissance des relations des groupes, relevant même de ce qu'on est convenu d'appeler la grosse anatomie, l'anatomie du scalpel, qu'on oppose parfois à celle du microscope, sont absolument inconnus de nous, et cela pour des animaux que nous avons en quelque sorte sous la main. La chose est vraie à plus forte raison pour les groupes uniquement représentés par des types rares et exotiques, difficiles à se procurer et à observer. Mais, en admettant même que l'anatomie fût faite, que tous les faits morphologiques concernant les êtres vivants fussent connus, cela ne suffirait pas.

La connaissance pure et simple des faits, le τὸ ὅτι d'Aristote n'a en soi qu'une importance en quelque sorte préliminaire ; elle n'en acquiert une véritable et définitive que lorsque nous savons comment il se fait que les faits sont tels que nous les voyons; cette compréhension du τὸ ὅτι nous donne seule la vraie science, qui est faite, comme l'on sait, de la connaissance à la fois des faits et de leur explication.

Pour pouvoir établir des classifications vraiment naturelles il faudrait donc non seulement que la connaissance des faits soit acquise, mais encore qu'on se soit rendu compte exactement quels sont parmi ces faits ceux qui présentent réellement de l'importance au point de vue des rapports véritables et fondamentaux des êtres. Avec l'esprit de recherche de Cuvier, d'Owen, et de la plupart des auteurs de leurs écoles, cette distinction est, on en conviendra, difficile à établir.

(1) Par le terme Morphologie nous entendons ici naturellement aussi bien l'Anatomie et l'Histologie que la Morphologie extérieure.

La connaissance que nous possédons aujourd'hui du principe de l'évolution et de la conception suivant laquelle les formes organiques se seraient constituées sous l'influence des facteurs primaires peut au contraire nous y conduire. Un examen plus approfondi nous montre en effet qu'en ce qui concerne les êtres vivants la véritable classification naturelle est celle qui, se basant sur les caractères les moins variables au cours de l'évolution, nous permet de nous rendre compte des rapports de parenté des formes organiques. Le but, sans doute irréalisable et chimérique, vers lequel elle doit tendre est celui d'un arbre généalogique aussi parfait que possible, et dans la mesure où nous permettent de l'établir nos connaissances paléontologiques encore si incomplètes. Et, nous sommes amenés ainsi à envisager la seconde raison pour laquelle nos classifications actuelles sont entachées d'artifice.

Comme il a été dit plus haut, dès que l'on commença à s'occuper de l'étude des êtres vivants on sentit de prime abord la nécessité des classifications systématiques, ne fût-ce que pour se reconnaître dans leur multitude et pour arriver à les classer au fur et à mesure des connaissances que l'on acquérait peu à peu. C'est ainsi qu'à l'aurore de la botanique et de la zoologie nous assistons aux efforts des naturalistes en ce sens. Plus de trois cents ans avant l'ère chrétienne, Aristote avait déjà établi une classification zoologique sommaire.

Mais ce n'est qu'au dix-huitième siècle que l'analyse des caractères, poussée plus loin, permit à Linné d'élaborer ses classifications des plantes et des animaux.

Toutefois, même du temps de Linné, l'étude morphologique des êtres vivants était encore bien peu avancée : les naturalistes, ignorant l'évolution, ne voyaient à la systématique qu'un intérêt pratique et abordaient tout naturellement la question par son côté le plus facile : ne connaissant pour ainsi dire que l'aspect extérieur des êtres, pour les plantes la dispoition des feuilles, des racines, la morphologie florale, pour les animaux les caractères superficiels du test, de la coquille, de la peau, la forme des appendices et de l'armature buccale, la coloration, ils se basaient sur ces seuls caractères, les plus faciles à observer, pour établir leurs classifications.

Mais ces caractères sont précisément, à ce qu'il semble du moins, les plus variables : les uns, par le fait même qu'ils sont extérieurs et se trouvent immédiatement sous le coup d'œil de l'observateur, sont aussi ceux sur lesquels les agents morphogéniques doivent avoir le plus de prise ; les autres, pour des raisons que nous n'avons point à envisager ici, sont ceux qui semblent le plus sujets à ces variations encore mal connues, que, dans notre impossibilité de les bien définir et de les bien comprendre, nous nous bornons à étiqueter sous le nom de *mutations* (1).

En se basant plus particulièrement sur ces caractères de la première catégorie (forme générale du corps ou des organes extérieurs) les premiers classificateurs sont souvent arrivés, tout naturellement, sans s'en rendre compte, sans même qu'il fût possible qu'il en soit autrement, à rapprocher non pas des types animaux et végétaux ayant entre eux des affinités naturelles, mais ceux qui, par le fait des adaptations, en étaient venus à se ressembler. Les classifications, bien loin de grouper les êtres suivant leurs affinités phylogéniques, étaient ainsi très souvent le contre-pied de ce qu'elles auraient dû être.

Aujourd'hui, grâce au chemin que l'idée d'évolution a parcouru dans les esprits, grâce aussi aux progrès de l'anatomie comparée, d'importants et heureux remaniements ont pu être faits dans les classifications zoologiques. C'est ainsi, par exemple, que Flower (2) d'abord, se basant sur des caractères anatomiques de premier ordre, a fort bien vu que les Édentés de l'ancien monde n'avaient de commun avec ceux du nouveau que des ressemblances adaptatives extérieures. Le nouvel état de choses a été consacré un peu plus tard par Lyddekker (3), qui les a définitivement séparés en deux ordres.

C'est ainsi également, sans sortir du groupe des Mammifères que la plupart des auteurs, les Français du moins (4), séparent aujourd'hui les Lémuriens des Singes. Malgré leur origine très

(1) Notre intention est de revenir dans une étude ultérieure sur la question des mutations.

(2) Flower : On the mutual affinities of the Edentata. *Proceed. Zool. Society*, 1882.

(3) Lyddekker : Geographical history of Mammals, 1896.

(4) A. Milne-Edwards : L'ordre des Lémuriens. *Revue scientifique*, 2 sept. 1871.

vraisemblablement commune, ces deux groupes d'animaux semblent plutôt devoir leur similitude de formes à un même genre de vie qu'à des liens de parenté véritablement assez éloignée. Mais il est encore beaucoup à faire dans cette voie, et, il est un fait qui paraît indéniable, c'est que beaucoup de nos grands groupes zoologiques et botaniques, ordres, sous-ordres, familles, au lieu d'être constitués, comme ils le devraient rationnellement, de façon à nous permettre de nous rendre compte des affinités familiales des espèces et des genres, de leurs rapports de parenté, ne sont en réalité que des assemblages artificiels de types qui, partis de souches très différentes, sont arrivés à se ressembler par le fait que, vivant dans des conditions identiques, ils ont acquis des caractères d'adaptation à peu près semblables. En un mot, au lieu d'être des groupes naturels, ils sont dans beaucoup de cas et pour une grande part des *groupements par convergence.*

C'est ainsi que l'ordre des Poissons, avec ses grandes divisions telles que tout le monde les admet, paraît être aussi dans quelque mesure un groupement par convergence, un assemblage d'êtres qui ont surtout en commun un ensemble de caractères qu'ils doivent à leur existence aquatique. Et, sans risquer d'être taxé d'exagération, l'on pourrait presque dire qu'il serait peut-être aussi naturel de rapprocher des Poissons téléostéens, les Mammifères Cétacés, adaptés comme eux à la vie aquatique, et les Hydrosauriens de l'époque secondaire, que les Sélaciens, qui s'en différencient si grandement par leur mode de reproduction, leur développement embryogénique, leur appareil digestif, leur squelette, leur système nerveux, leur appareil respiratoire, l'ensemble de leur organisme en un mot.

Est-on certain d'ailleurs que le groupe des Cétacés lui-même ne soit pas aussi jusqu'à un certain point un groupement par convergence, et est-il bien conforme à la réalité des affinités existantes de rapprocher, aussi étroitement qu'on le fait du moins, les Cétacés à dents et les Cétacés à fanons, que séparent tant de caractères anatomiques internes, comme la disposition du tube intestinal, la forme et la structure de l'estomac, sans parler des membres, du thorax et du crâne. Est-il certain, en dépit des arguments que l'on peut faire valoir à propos des dents transi-

toires dont on observe la présence au cours du développement des Mysticètes, que ces animaux appartiennent à la même souche familiale que les Odontocètes. Est-on bien sûr que les caractères communs à ces deux groupes ne soient pas surtout dus à l'identité de leur genre de vie? Les similitudes déjà très nettes que l'on constate au point de vue de la morphologie des organes internes entre les Pinnipèdes (encore trop peu différenciés pour que soient masquées leurs affinités avec les Carnassiers fissipèdes) et les Cétacés tendraient en tous cas à le faire croire.

Il serait aisé de multiplier les exemples en passant en revue le règne animal et le règne végétal tout entiers.

De même que la considération de la morphologie extérieure seule peut amener à grouper ensemble des animaux qui n'ont de commun que des caractères dus à des conditions d'existence semblables, de même elle conduit à écarter les uns des autres des animaux de même souche qui, sous l'influence de conditions d'existence différentes, en sont venus à perdre toute ressemblance extérieure.

A côté des groupements par convergence il y a *les scissions par divergence*. Les uns comme les autres contribuent également à fausser nos classifications.

C'est ainsi que les Æthéries, qui vivent dans les eaux des grands fleuves d'Afrique à la façon des huîtres dans la mer et qui ont pris de ce fait un certain nombre de caractères adaptatifs qui les font ressembler à ces dernières, ont été classées par les premiers auteurs qui s'en sont occupés dans les Ostréidés, alors que d'autres, qui se basaient sur l'aspect spécial de leur coquille, voulaient en faire une famille à part. Elles sont en réalité, ainsi que mes recherches personnelles l'ont, je crois, définitivement établi, des Unionidæ véritables, qui ne diffèrent des Unionidæ typiques que par les caractères qu'elles doivent à leur mode de vie spécial en fixation pleurothéthique (1).

C'est ainsi également que, chacun le sait, les Chéiroptères sont, en réalité, des Insectivores très différenciés et adaptés au vol.

(1) R. Anthony: De l'influence de la fixation pleurothéthique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires. *Ann. des Sc. nat. Zoologie*, 1905.
R. Anthony : Étude monographique des Ætheriidæ. *Ann. Soc. Roy. Zool. et mal. de Belgique*, 1906.

Et un jour viendra peut-être où les Cétacés, les Siréniens, dont on fait aujourd'hui des ordres spéciaux, seront rattachés à quelque autre ordre de Mammifères vivants ou fossiles dont ils sont les représentants profondément modifiés par la vie dans les eaux.

Pour nous placer dans les conditions de pouvoir arriver à établir un jour une classification vraiment naturelle mettant en relief les véritables rapports de parenté des groupes, il est donc indispensable avant tout de bien connaître à la fois *les groupements par convergence* et *les scissions par divergence*. Il faut les dénoncer en quelque sorte, et, pour cela, la seule méthode rationnelle à suivre est, nous semble-t-il, d'étudier systématiquement l'influence morphogénique d'un même genre de vie sur des groupes aussi variés que possible.

C'est ce que nous avons déjà tenté de faire en 1906, lorsque nous avons étudié chez les Mollusques acéphales dimyaires les caractères d'adaptation à la vie en fixation pleurothéthique (1). C'est ce que nous nous proposons de faire encore maintenant, en étudiant l'influence morphogénique sur l'organisme des Vertébrés de l'existence arboricole.

Il semble évident que, lorsque tous les processus adaptatifs auront été suffisamment étudiés dans les différents groupes animaux, les classifications existantes pourront être utilement révisées.

En attendant que ce but, dont la réalisation est encore lointaine, ait été atteint, il semble que les données, bien qu'encore incomplètes, que nous avons en anatomie et en embryologie nous permettent de relever un grand nombre d'erreurs, en examinant les choses en évolutionnistes.

On pourrait peut-être espérer améliorer dès maintenant l'état de choses actuel en se conformant en matière de systématique aux règles suivantes :

Faire entrer en ligne de compte l'ensemble des caractères étudiés à la fois au point de vue statique (morphologie de l'adulte) et au point de vue cinématique (développement) (2),

(1) R. Anthony : *Loco citato*.

(2) « ... ne faire intervenir, dit Giard, les caractères tirés de l'anatomie de l'être adulte qu'autant que ces caractères ont pesé dans la balance de l'embyogénie ». A. Giard : Classification du règne animal. *Bull. Scientifique*. T. X. 1878.

en donnant à chacun d'autant plus d'importance qu'ils auront été reconnus moins susceptibles de se modifier sous l'influence des agents morphogéniques extérieurs.

Réserver à la constitution des coupures de grands groupes les caractères reconnus comme les moins variables et utiliser les plus variables, au contraire, à la constitution des coupures génériques et spécifiques (1). De telle sorte que, par exemple, s'il est reconnu que certaines différences importantes des organes splanchniques peuvent servir à séparer les classes, les ordres, les différences squelettiques pourront servir à établir les coupures génériques et celles des téguments les coupures spécifiques et les variétés (2). En agissant méthodiquement ainsi on arrivera sans doute à ce qu'il soit impossible par exemple qu'il se trouve dans la même espèce des êtres qui, ayant à peu près le même aspect extérieur, aient des organes internes très différents.

Cet à-peu-près sera probablement toujours ce dont nous devrons nous contenter; mais, grâce aux progrès des connaissances, grâce à l'emploi de méthodes d'investigation fertiles, nous pourrons l'améliorer sans cesse et réduire constamment nos desiderata; et, tout en rapprochant notre classification de l'arbre phylogénique idéal, tout en lui conservant ses qualités d'instrument commode, nous la considérerons non pas comme le but final de la science des êtres, mais comme sa plus haute expression, le signe en quelque sorte que ce but, qui est de *savoir* et de *comprendre*, a été atteint (3).

***

Les différents types d'adaption chez les Vertébrés: Le synthétisme adaptatif. La spécialisation adaptative. Les types adaptatifs unistiques et dualistiques. Les adaptations probables des formes ancestrales (4).

Il éclate de prime abord aux yeux de l'observateur même le moins avisé qu'il existe parmi les animaux un certain nom-

(1) Puisque, en dépit de la continuité évidente des formes organiques, on est obligé de conserver pour la commodité les mots *genre* et *espèce*.

(2) Les variations auxquelles on a donné le nom de mutations ne portent généralement que sur des caractères peu importants au point de vue morphologique et n'arrivent guère à constituer que des variétés.

(3) Voir au sujet de ce chapitre : R. Anthony (6).

(4) Ce chapitre contient un certain nombre des idées qui ont été exposées en 1903 et en 1906, dans les conférences faites à l'École russe des Hautes-Études sociales et à la Société d'Anthropologie de Paris.

bre de types d'organisation semblant être faits, comme disaient les finalistes, soucieux déjà d'expliquer ce parfait accord entre la forme et la fonction, les uns pour voler, les autres pour nager, d'autres pour marcher sur le sol, d'autres pour fouir la terre, d'autres pour sauter, et d'autres enfin pour progresser dans les arbres. Les adaptations sont en effet impossibles à nier et nul n'a jamais songé à le faire. Les premiers zoologistes, qui ne soupçonnaient pas l'évolution, ne pouvaient, pour expliquer les formes animales, que faire appel aux hypothèses créationnistes, qui jusqu'à Lamarck et Darwin, eurent cours régulier en biologie : les adaptations leur paraissaient être le résultat de l'exécution du plan harmonieux conçu par le Créateur. Ils avaient même basé, sur l'ensemble de ces caractères généraux dont ils avaient de bonne heure constaté l'existence et qui se trouvent en rapport les uns avec le vol, d'autres avec la marche, d'autres avec la natation, la plupart des grandes coupures qu'ils avaient établies dans le monde animal. Beaucoup de ces coupures, qui sont nécessairement, comme il l'a été montré plus haut, pour une grande part des groupements par convergences, ont encore droit de cité dans la zoologie moderne, où elles restent comme les témoins des classifications essentiellement artificielles de jadis.

Plus tard, lorqu'une orientation plus positive s'imposa aux recherches biologiques, l'on s'efforça de vouloir expliquer plus scientifiquement l'origine des formes animales.

L'hypothèse qui paraît, dans l'état actuel de nos connaissances, s'imposer à tous points de vue est celle qui s'appuie sur les conceptions de Lamarck et de Darwin et de leurs successeurs. Il nous paraît ressortir de tout ce que l'on sait actuellement en morphologie et en physiologie que tout se passe comme si les formes animales étaient bien le résultat de l'action des agents morphogéniques extérieurs, des attitudes (1), du fonctionnement ou du non-usage des organes, et en particulier des muscles (2). Les caractères qui résultent de ces actions

(1) Mon maître, Edm. Perrier, n'a cessé ces dernières années, dans ses cours au Muséum, d'insister tout particulièrement sur l'importance de ce facteur. Voir notamment Edm. Perrier : Les forces physiques et l'hérédité dans la production des types organiques. *Rev. scient.*, 16 avril 1904.

(2) Voy. Cope : The primary factors of the Evolution. Chicago, 1896. Voir,

multiples se conservent lorsqu'ils rendent ceux qui les ont acquis particulièrement aptes aux genres de vie qu'ils mènent. Ainsi se constituèrent, en fin de compte, les types organiques que nous avons sous les yeux et que nous constatons être adaptés aux conditions spéciales de leur existence.

Dans un livre de documentation remarquable tout récemment paru, M. L. Cuénot (1) a exposé une théorie mutationniste, explicative des adaptations, que certains pourraient croire destinée à remplacer toutes les autres conceptions transformistes, notamment la conception néolamarckienne. Pour expliquer ce fait, de constatation banale, que les organismes sont toujours adaptés à leur milieu, la nouvelle théorie transformiste exposée par M. L. Cuénot oppose à la sélection naturelle de Darwin l'hypothèse des préadaptations que Davenport (2), qu'il cite (p. 415), résume ainsi : «.... On peut imaginer, dit-il, une théorie fondamentalement différente, à savoir que la structure existe d'abord et que l'espèce cherche ou rencontre le milieu qui correspond à sa constitution particulière. Le résultat adaptatif n'est pas dû à une sélection de structure adéquate à un milieu donné, mais au contraire au choix d'un milieu répondant à une structure donnée. »

Reste à expliquer l'origine des caractères d'adaptation eux-mêmes. Rejetant l'hypothèse lamarckienne de l'action des facteurs primaires, l'auteur propose pour cela les *mutations*, ces variations brusques et fortuites qui résulteraient d'une modification profonde et interne des cellules du plasma germinatif et seraient héréditaires. Il se produirait à tout instant et sans cause apparente des mutations nombreuses, et, lorsqu'une forme ainsi modifiée trouverait un milieu adéquat à sa constitution morphologique nouvelle, elle se développerait tout naturellement. Les modifications dues à l'action du milieu extérieur sur le soma, et que les mutationnistes appellent *fluctuations*, auraient précisément pour caractère de ne point être héréditaires.

notamment aussi, en ce qui concerne l'action des muscles en particulier Marey, Joachimsthall, Anthony (nos 1, 2, 3, 16, 18, 19, 22, 29, 31, 33).

(1) L. Cuénot, La genèse des espèces animales. Paris, 1911.

(2) Davenport, The animal ecology of the Cold Spring sand spit, 1903, p. 19.

A cette théorie, qui constitue à vrai dire un corps de doctrine incontestablement ingénieux, de nombreuses objections peuvent cependant être faites.

Sans vouloir entamer ici une discussion d'ordre général qui n'y serait point à sa place et sur laquelle nous nous réservons d'ailleurs de revenir plus tard, on pourrait d'abord observer, comme on l'a déjà fait d'ailleurs, que le terme *mutation* n'en dit pas davantage que celui de *variation*. Le hasard n'étant en somme que l'ensemble des déterminants que l'on ne connaît pas, et l'affirmation que nous apportent les mutationnistes que les mutations ont pour origine des modifications du plasma germinatif et se différencient ainsi des fluctuations, simples modifications somatiques, étant absolument gratuite, il s'ensuit en effet que le terme mutation est incomplètement défini.

On ne voit jamais d'ailleurs, comme on l'a souvent aussi fait remarquer, autre chose que de simples variétés se créer par mutations ; ce qui s'explique fort bien puisque ces dernières ne portent généralement que sur des caractères peu importants et jamais sur des caractères essentiels au point de vue adaptatif. Et, cependant, le problème de la constitution des formes organiques ne consiste pas à rechercher pourquoi un lapin est blanc ou noir, mais comment il se fait que le lapin présente, indépendamment de ses variations de couleur et de taille, l'ensemble des caractères qui en font véritablement un lapin.

Aux arguments invoqués contre le néolamarckisme il serait également facile de répondre : le fait, par exemple, que, dans nos expériences, les caractères acquis sont intransmissibles ne constitue pas une objection à la théorie de l'action des facteurs primaires, puisque les modifications brusques que nous imposons ne sont nullement comparables aux modifications lentes qui résultent de l'action du milieu.

Bornons-nous pour le moment à ces quelques considérations succinctes.

Les mutationnistes ne pensent d'ailleurs pas tous comme M. L. Cuénot. M. L. Blaringhem (1) vient récemment de publier

(1) L. Blaringhem : Les transformations brusques des êtres vivants. Paris, Flammarion, 1911.

un livre, où, s'appuyant sur les expériences qu'il poursuit depuis de nombreuses années, il considère les mutations comme le résultat de l'action directe du milieu. La seule caractéristique des mutations serait donc alors d'être des *variations brusques*. Et cette caractéristique elle-même disparaît si l'on admet avec Giard (1) que « ce que l'on voit dans une mutation, c'est l'apparition brusque et soudaine d'un caractère qui n'existait pas antérieurement ; mais, ajoute Giard, ce caractère n'est que la manifestation subite d'un état qui a pu être préparé très lentement chez les ancêtres de l'individu où il apparaît ». « Cette hypothèse, remarque judicieusement M. L. Blaringhem, fournit une possibilité d'entente entre les partisans de la formation des espèces par variation lente, les transformistes au sens ancien du mot et les mutationnistes. »

Le mutationnisme ainsi compris ne se trouve plus guère en effet en opposition avec la conception néolamarckienne. Cette dernière n'est évidemment qu'une hypothèse, mais elle correspond si bien aux faits que l'on peut vraiment dire que tout se passe comme si son exactitude était matériellement prouvée.

Parmi les Vertébrés, les seuls dont nous voulions nous occuper ici, les différents modes d'adaptation sont, comme l'on sait, représentés, et, à côté d'animaux marcheurs, fouisseurs ou arboricoles, on constate l'existence d'animaux nageurs et d'animaux volants. Le monde des Vertébrés pourrait être ainsi divisé en un certain nombre de compartiments correspondant aux divers modes d'adaptation et comprenant chacun des êtres d'affinités très différentes, mais qui arrivent tous à se ressembler plus ou moins par le fait qu'ils présentent un certain nombre de caractères communs en rapport avec le genre de vie qu'ils mènent. Ce sont précisément les groupements par convergence.

Si l'on étudie en particulier un de ces groupements par convergence, on constate immédiatement que, dans les différents types qui le constituent, les caractères d'adaptation qui répondent aux conditions d'existence considérées sont souvent différents, même lorsque les conditions d'existence sont aussi

(1) Giard : Congrès des Sociétés savantes à New-York. *Revue scientifique*, 1904.

identiques que possible. La Taupe et la Courtilière, qui ont à peu près le même genre de vie, sont loin de présenter exactement le même type morphologique. Cette différence tient évidemment, la Taupe étant un Mammifère insectivore et la Courtilière un Insecte orthoptère, à ce que le matériel héréditaire sur lesquels se sont exercés les agents morphogéniques était essentiellement différent dans les deux cas.

On peut même entre différentes convergences établir parfois une échelle de perfection.

En prenant pour exemple le groupement des animaux nageurs, il est aisé de se rendre compte que les Poissons téléostéens, comme le Maquereau ou même la Carpe, et les Mammifères Cétacés par exemple sont plus parfaits, au point de vue de la nage, que les Batraciens urodèles tels que les Tritons, les Mammifères du groupe des Mustélidés tels que les Loutres, ou des Rongeurs tels que les Castors. En se plaçant au point de vue spécial de l'adaptation à la nage, on est donc fondé à dire que les uns présentent un degré de perfection que les autres n'ont pas atteint.

Faisant abstraction de la diversité d'origine dont il vient d'être question, on peut faire observer d'autre part, pour les animaux précités, que les Téléostéens nageurs d'une part, les Tritons et les Loutres de l'autre ne peuvent être assimilés d'une façon complète au point de vue de leur genre de vie. Les premiers mènent une existence uniforme et exclusive; les seconds nagent, il est vrai, mais ils sont aptes également à progresser sur le sol. Les uns et les autres sont, tout compte fait, adaptés d'une façon parfaite au mode d'existence qu'ils mènent respectivement, uniforme pour les uns, complexe pour les autres, de telle sorte que l'on peut dire qu'au point de vue de leur organisation tous sont en équilibre avec le milieu, et il n'en saurait être autrement. En examinant soigneusement les faits, on arrive donc à cette conclusion générale que tout organisme est parfaitement adapté au genre de vie qu'il mène, et cela suivant le mode qui lui est imposé par la nature de ce que l'on peut appeler son patrimoine morphologique héréditaire.

Nous avons vu plus haut que, si, chez la Loutre et le Triton, on examine en particulier un groupe de caractères, ceux qui,

par exemple, sont en rapport avec la nage, et si on les compare avec les caractères d'adaptation à ce même mode de vie chez un Téléostéen comme la Carpe, on arrive à se rendre compte que ceux de ce dernier animal sont incontestablement plus parfaits que ceux des premiers. D'autre part, si l'on compare, chez la Loutre et le Triton, les caractères en rapport avec la marche terrestre aux caractères d'adaptation à ce même mode de vie chez un Ongulé, le Cheval par exemple, on arrivera également à se rendre compte que le Cheval est à ce point de vue, sans aucun doute, beaucoup plus parfait que la Loutre et le Triton.

Ceci nous conduit d'abord à cette conclusion que les caractères d'adaptation à un genre de vie donné sont d'autant plus parfaits que les conditions d'existence sont plus uniformes, et réciproquement que les caractères d'adaptation à un genre de vie sont d'autant moins parfaits, d'autant plus indécis que les conditions d'existence sont plus complexes. A mesure qu'un animal tend à uniformiser son genre de vie, les caractères adaptatifs qui répondent au mode d'existence qui prédomine s'affirment davantage, alors que ceux répondant aux genres de vie autres que l'animal tend à abandonner s'effacent peu à peu. A mesure que l'organisme devient de plus en plus parfait dans une adaptation, il devient en même temps de moins en moins apte à tout autre genre de vie. La perfection adaptative entraîne l'exclusivisme fonctionnel, de même la complexité fonctionnelle marche de pair avec des adaptations multiples mais indécises et peu accusées.

L'activité humaine obéit d'ailleurs aussi à cette loi, et nous pouvons constater journellement autour de nous que plus un individu se spécialise dans une occupation donnée, plus il y devient habile, mais plus par contre il se fermé, si l'on peut dire, à tout ce qui n'est pas sa spécialité. Au contraire, celui qui exerce son activité dans une multitude de directions ne parvient d'ordinaire qu'à une habileté relative : la perfection semble lui être interdite. C'est ce qu'un dicton populaire exprime d'une façon exagérée, et quelquefois injuste d'ailleurs, en disant Bon à tout, bon à rien.

Un groupement par convergence peut donc comprendre des

êtres plus ou moins avancés dans l'adaptation considérée, et parmi les types adaptatifs qui constituent ce groupement il y a donc toujours lieu de considérer deux grandes catégories d'êtres :

Les uns, caractérisés par une complexité du genre de vie et des caractères d'adaptation variés suivant plusieurs directions mais peu accusés et indécis ;

Les autres, caractérisés par l'uniformité du genre de vie et des caractères d'adaptation développés en une seule direction, mais très accusés.

Les premiers peuvent être dits, lorsqu'on se place au point de vue de la morphologie, des types *synthétiques*, les seconds sont *spécialisés* aussi bien au point de vue de la forme qu'à celui de la fonction.

Entre les types les plus synthétiques, comme le Triton, et les types les plus spécialisés, comme l'est le Maquereau au point de vue de la nage, il y a évidemment toutes les graduations possibles, le fait de la prédominance d'un genre de vie ayant pour effet de diminuer de plus en plus le synthétisme adaptatif et d'augmenter la spécialisation morphologique.

Le Maquereau et le Thon, dont le corps paraît avoir été si merveilleusement modelé par l'action des filets liquides, sont des types d'adaptation éminement spécialisés, car il ne sont aptes qu'à la nage en vitesse. De même l'Hippurite, dont le corps arrondi est en rapport avec la fixation pleurothétique et dont une valve s'est transformée en opercule véritable, de même, et cela sans paradoxe, la Sacculine, dont le parasitisme a fait disparaître tous les organes de relation désormais sans utilité, de même aussi les Tænias dont les seuls organes développés sont ceux de la reproduction réalisent avec l'exclusivisme fonctionnel la perfection adaptative. Dans le cas de certains parasites la perfection coïncide en effet avec la régression extrême, avec la simplification à l'infini.

Le Cétacé, très parfaitement adapté à la nage, est incapable de se mouvoir sur le sol autrement que par les mouvements désordonnés de ses muscles, et ses organes viscéraux sont constitués de telle sorte qu'il y meurt rapidement, probablement étouffé par le poids de sa propre masse. C'est

aussi un type d'adaptation des plus hautement spécialisés.

Le Paresseux de même, qui, en dépit d'allégations récentes, est incapable de se déplacer par terre *dans des conditions normales*, s'y traînant péniblement et n'arrivant à parcourir en un laps de temps très long qu'un trajet ridiculement restreint, représente à peu près un des termes extrêmes que peut atteindre l'adaptation à la vie arboricole (1).

Ces considérations nous permettent de nous rendre compte de la signification précise que l'on doit donner au mot parfait en morphologie et nous mènent à insister sur l'usage outrancier qu'en font communément un grand nombre de zoologistes, même de ceux qui se réclament le plus hautement des théories de l'évolution.

Lorsque l'on parle de l'Homme, notamment, on dit parfois : L'Homme, le plus parfait des Mammifères.... La perfection humaine que n'atteignent pas les Anthropoïdes... etc... etc... Après ce que nous venons de dire des différents modes d'adaptation, il semble évident qu'il est logiquement impossible d'établir une échelle de perfection entre tous les Mammifères. Si tel d'entre eux paraît parfait à un point de vue, tel autre le paraît également à un autre, et celui qui, dans une direction donnée, atteint à la perfection y parvient d'autant moins dans une autre. Si l'Homme, par exemple, peut nous sembler le plus parfait au point de vue de l'attitude verticale, de la marche bipède, du développement et de la complication de l'encéphale, ainsi que de l'excellence de certaines de ses fonctions, le Maquereau, le Rorqual et le Dauphin le sont tout autant au point de vue de la nage, le Vautour au point de vue du vol à voile.

Lorsqu'on compare l'Homme à un Orang et qu'on dit qu'il est plus parfait, on compare en fait deux choses qui n'ont absolument rien de commun au point de vue adaptatif, un marcheur bipède et un arboricole, tous deux très évolués. Les organes de l'un et de l'autre peuvent être parfaits pour les fonctions qu'ils remplissent, mais entre la perfection de l'un et celle de l'autre il n'y a pas de graduation possible, pas de commune mesure.

(1) Voir Anthony (21, 23, 25, 26, 27, 28, 30).

L'Homme et les Anthropoïdes, partis vraisemblablement d'une même souche, se sont tellement éloignés, ont tellement divergé, en un mot, qu'il ne peut être question de les comparer au point de vue de leur perfection adaptative que si l'on précise bien exactement le genre d'adaptation sur lequel on prétend faire porter la comparaison. On peut dire, par exemple, que l'Homme est plus parfait que le Gibbon (1) au point de vue de l'attitude verticale, mais on doit reconnaître aussi qu'il est beaucoup moins parfait que lui, et, c'est une conséquence de sa perfection même en tant que marcheur bipède, au point de vue de l'arboricolisme.

Sans qu'on s'en rende peut-être compte, cette façon de considérer l'Homme comme l'être le plus parfait de l'univers et d'opposer à sa perfection les soi-disant imperfections des autres animaux est un vieux reste d'anthropocentrisme, un reliquat de religiosité qui veut que l'Homme seul ait été fait à l'image de Dieu et que tout ce qui en est différent lui soit par définition inférieur.

L'homme ne peut donc être dit le plus parfait des êtres ; il est simplement adapté, comme les autres, à son genre de vie, et s'il atteint dans son mode d'adaptation prédominant qui est l'attitude verticale et la marche bipède un degré de perfection incontestable, il serait cependant aisé de démontrer qu'il est loin d'être parvenu à la spécialisation terminale qui est l'expression de la perfection absolue qu'on constate au contraire chez beaucoup d'autres animaux (Voir notamment à ce sujet les hypothèses de Morselli sur les caractères d'adaptation de l'homme de l'avenir).

Au point de vue de la perfection de son adaptation prédominante, qui est celle de l'attitude verticale et de la marche terrestre bipède, il n'est guère dans toute la nature qu'aux Spheniscidæ (Pingouins) que l'Homme puisse être comparé. En raison du fait que l'Homme provient vraisemblablement d'un type synthétique alors que les Spheniscidæ proviennent d'un type aviaire sans doute déjà très spécialisé, la comparaison reste d'ailleurs à son avantage.

(1) Le Gibbon est, en effet, le seul Anthropoïde dont l'attitude sur le sol puisse dans quelque mesure être comparée à celle de l'Homme.

Il ressort en résumé de ce qui précède qu'il ne peut y avoir de graduation dans la perfection qu'entre des animaux présentant le même type adaptatif et pour ce type adaptatif seul, quelles que soient d'ailleurs leurs relations phylogéniques.

Les animaux dont il a été question dans les pages précédentes, qu'ils soient synthétiques ou spécialisés, présentent tous néanmoins une sorte d'unicité de type organique, en ce sens que ce sont les mêmes organes qui répondent toujours aux différents modes de vie qu'ils peuvent exercer. La Loutre et le Castor, qui passent de la locomotion aquatique à la locomotion terrestre, font usage pour l'un et l'autre genre de progression de leurs membres, et on conçoit que ces organes ne présentent, en raison des fonctions multiples qu'ils ont à remplir, la perfection adaptative en aucun sens. Nous désignerons ces types sous le nom de *types unistiques* et les opposerons à une autre catégorie d'êtres auxquels nous donnerons le nom de *types dualistiques*.

Les Chauves-souris, par exemple, mènent véritablement une vie en partie double : tantôt elles volent, tantôt elles restent accrochées aux arbres ou à des saillies de rochers. Il en est de même des Oiseaux, qui à un moment de leur vie sont marcheurs, sauteurs ou grimpeurs, à un autre volants. Cette vie en partie double est toute différente de celle également double que peut mener la Loutre par exemple. Dans le cas de la Loutre ou dans celui du Castor, types unistiques, ce sont en effet les mêmes organes qui répondent à ces besoins divers ; dans le cas des Chauves-souris ou des Oiseaux, ce sont au contraire des organes différents. Il y a en quelque sorte dualisme éthologique.

Les Chauves-souris, en effet, sont adaptées au vol par leurs membres antérieurs et à la vie arboricole par leurs membres postérieurs. Il en est de même des Oiseaux qui sont adaptés également au vol par leurs membres antérieurs, alors qu'ils le sont par leurs membres postérieurs les uns à la marche, les autres au saut, d'autres enfin à la nage. Lorsque ceux de leurs organes qui répondent à une de leurs adaptations fonctionnent, ceux qui répondent à l'autre restent en repos. Lorsque l'oiseau

vole, il n'utilise guère, dans la plupart des cas du moins (et quand il le fait ce n'est que d'une façon tout à fait accessoire) ses membres postérieurs ; lorsqu'il marche, ses ailes repliées ne jouent aucun rôle appréciable. Dans le premier cas, il est uniquement adapté au vol ; dans le deuxième, c'est un bipède marcheur. Chez ces animaux il y a donc en quelque sorte superposition de deux adaptations, comme il y a dualisme éthologique.

Chacun des deux types adaptatifs qui existent chez un animal à adaptation dualistique peut d'ailleurs être plus ou moins synthétique ou plus ou moins spécialisé.

La Chauve-souris semble être très spécialisée à la fois pour le vol et la suspension arboricole.

Le Cormoran, par contre, est spécialisé en ce qui concerne le vol, mais il peut être considéré comme synthétique en ce qui concerne l'adaptation de ses membres postérieurs aptes à la fois à la marche, à la nage, et même, puisque le Cormoran perche, à l'arboricolisme.

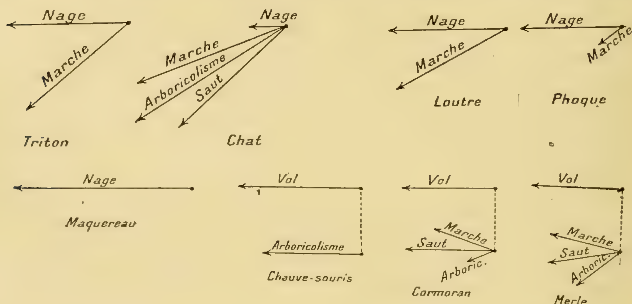
On constate que les animaux qui présentent le dualisme adaptatif sont toujours très hautement spécialisés dans l'un au moins de leurs genres d'adaptation. Cependant un animal qui a ainsi deux genres de vie très distincts tend forcément, à un moment donné, à adopter l'un d'une façon à peu près exclusive au détriment de l'autre ; les organes qui lui servent pour ce dernier, n'ayant plus l'occasion de s'exercer, tendent, par le fait d'une loi générale, à entrer en régression, comme c'est le cas pour l'Autruche, qui, étant devenue un animal exclusivement coureur, présente des ailes réduites ; c'est aussi en sens inverse le cas des Martinets, qui, excellents voiliers, ne se servent plus guère de leurs pattes et ne marchent pour ainsi dire pas. On retombe ainsi dans le cas général des adaptations unistiques, et l'organisme tend encore à la perfection et à l'exclusivisme adaptatif dans l'unicité de type.

En résumé, il nous semble qu'on puisse représenter de la façon schématique figurée à la page 124 les différentes catégories de types d'adaptation.

Si tous les types à adaptations synthétiques ne sont pas nécessairement des types anciens et ancestraux, il est cependant

évident que le synthétisme adaptatif a dû être nécessairement le fait des formes anciennes, d'où sont dérivées les formes spécialisées actuelles.

En effet, lorsqu'un animal présente un ensemble d'adaptations multiples, mais dont chacune est peu accusée, il peut évoluer dans les divers sens, plusieurs routes s'ouvrent en quelque sorte à lui ; il peut devenir, suivant les conditions où il se trouve placé, un arboricole plus parfait ou un marcheur exclusif. Il peut s'orienter, en un mot, et, c'est là vraisemblablement ce qui a dû se passer pour les Carnassiers, dont les uns sont devenus des marcheurs presque exclusifs, comme le chien ;



Nota : La longueur de la flèche est en rapport avec le degré de perfection atteint dans chaque adaptation. Les trois derniers schémas se rapportent à des adaptations dualistiques.

dont d'autres ont évolué dans le sens de l'arboricolisme où les Cercoleptes ont atteint un degré de perfection avancé ; d'autres dans celui de la nage, comme les Loutres et les Pinnipèdes.

Lorsque, au contraire, un animal est déjà hautement spécialisé, comme le Paresseux, parmi les Mammifères, dans le sens de la vie arboricole ; comme le Maquereau ou le Thon, parmi les Poissons téléostéens, dans le sens de la nage ; comme le Martinet, parmi les Oiseaux, dans le sens du vol, il ne peut plus guère évoluer. Ses organes, trop bien différenciés pour un genre de vie, n'ont plus la plasticité nécessaire. Lorsque les conditions extérieures changent, il ne peut plus se modifier en même temps qu'elles, et il est voué à la disparition ; l'exclusivisme adaptatif est la préface de la mort de l'espèce. Cette cause est

évidemment une des principales qui a dû amener la disparition des Ichthyosaures et des Ptérosaures secondaires; c'est aussi celle qui, sans aucun doute, contribuera à causer un jour la perte des Cétacés, des Oiseaux et des Poissons téléostéens (1).

En tous cas, l'on peut dire d'une façon générale que lorsqu'un animal déjà adapté à un genre de vie s'adapte à un autre, les agents morphogéniques réalisent cette adaptation avec ce que l'organisme de l'animal met en quelque sorte à leur disposition; ils utilisent de leur mieux les organes existants ; mais, quand ces derniers sont déjà profondement modifiés dans un sens tout différent, quand ils ont subi des réduction considérables, ces transformations ultérieures sont d'autant plus difficiles, et l'on arrive ainsi à cette proposition que l'adaptation secondaire est toujours d'autant moins parfaite que la spécialisation chez l'ancêtre l'était davantage.

Parmi les cas d'adaptation secondaire entravée, en quelque sorte, par ce mécanisme dans leur marche vers la perfection, il en est un remarquable qui mérite d'être pris comme exemple. C'est celui des Oiseaux du groupe des Pingouins.

Les Oiseaux dériveraient pour certains d'un groupe de Reptiles sauteurs (2) et qui devaient posséder une constitution anatomique très analogue à celle des Dinosauriens ornithopodes dont les Iguanodons peuvent être pris comme type; pour d'autres, de Reptiles spécialisés dans l'arboricolisme (3). Depuis ces formes primitives quelles qu'elles soient, et pendant la durée de l'époque tertiaire, il se sont de mieux en mieux adaptés au vol pour réaliser les types spécialisés que nous fournissent aujourd'hui les Vautours, les Sternes, les Hirondelles et les Martinets par exemple; mais un certain nombre d'entre eux, les ancètres des Spheniscidæ des terres antarctiques, probablement parvenus à un degré d'adaptation déjà assez avancé ont régressé à un moment donné et, sous l'influence de conditions d'existence spéciales, ont peu à peu perdu l'habitude de voler, s'adaptant progressivement à la marche bipède et à l'attitude

(1) Voir à ce sujet, Ch. Depéret : Les transf. du monde animal. Paris, 1907.
(2) F. Nopcsa : Ideas on the origin of flight. *Proceed. Zool. Soc.* 1907.
(3) O. P. Hay : On the Manner of Locomotion of the Dinosaurs, ... with rem. on the origin of the Birds. *Proc. Acad. Sc.*, Washington, 1910.

verticale. Les Pingouins sont avec les Hommes les seuls Vertébrés qui se tiennent verticalement.

Mais alors que l'Homme provient évidemment en dernière analyse d'un être qui, bien que nettement arboricole, était encore d'une adaptation multiple et assez indécise, le Pingouin semble provenir d'un animal déjà hautement spécialisé pour le vol.

Il existe, d'ailleurs, des différences morphologiques importantes entre le type adaptatif de l'Homme et celui du Pingouin. Chez l'un la colonne vertébrale maintient son équilibre à l'aide d'une série de courbures peu accentuées, harmonieuses; chez l'autre l'équilibre est surtout réalisé par la courbure cervicale accentuée et variable; elle supplée par son amplitude, qui peut aisément se modifier suivant les circonstances, à la rigidité de la colonne dorso-lombo-sacrée dont les éléments, synostosés depuis trop longtemps, ont perdu toute leur plasticité.



Fig. 1. — Extrémité postérieure gauche de *Pygoscelis papua* Gm. (Matériaux de M. L. Gain, deuxième Mission antarctique française).

Chez l'Homme le pied cambré muni d'un long talon réalise le merveilleux appareil de sustentation que l'on sait. Chez le Pingouin il n'existe point, à proprement parler, de talon et le pied ne parvient qu'avec plus de peine à être un organe de sustentation plantaire.

Les exemples de cet ordre pourraient être multipliés. Ces considérations nous conduisent à dire quelques mots sur une question préalable importante, pour le sujet qui va être traité, et qui est celle de savoir quel fut le type d'adaptation des premiers Vertébrés.

Il convient tout d'abord de faire remarquer que cette question ne doit point être confondue avec une autre, également très importante, mais que nous n'avons pas à traiter ici, et qui est

celle de l'origine des Vertébrés. Il ne s'agit pas de savoir, en effet si les Vertébrés dérivent de tel ou tel groupe au sens phylogénique du mot, si l'on doit les faires dériver de Vers segmentés analogues aux Annélides, colonies linéaires (1), d'animaux analogues aux Tuniciers actuels de nos côtes, ou même des Gigantostracés, comme quelques-uns l'ont soutenu. Cette question ne peut être traitée que par l'examen des caractères dits héréditaires ou familiaux. Ce qu'il s'agit pour nous de rechercher, c'est, quel qu'ait été l'ancètre des Vertébrés au point de vue de ses affinités familiales, quel a été son type d'adaptation.

Il va sans dire que cette question, ainsi que la précédente à laquelle elle est intimement liée, constitue, en raison de la difficulté de différencier une disposition adaptative primitive d'une disposition adaptative secondaire, un des problèmes les plus délicats à résoudre. Étant donnée la pauvreté de nos documents paléontologiques, on est encore peu fixé sur ce qu'étaient les Vertébrés primitifs ; peut-être leurs squelettes étaient-ils d'ailleurs d'une consistance telle qu'ils n'aient pu être conservés. De plus, il est évident qu'il y a eu jadis, entre les Vertébrés et les Invertébrés, un certain nombre de formes transitoires qui rendront cette détermination extrêmement difficile. Enfin rien ne prouve a priori que les Vertébrés n'aient pas une origine diphylétique, c'est-à-dire que plusieurs types d'organisation n'aient pas évolué vers les différentes formes dont l'ensemble constitue aujourd'hui notre classe des Vertébrés.

Néanmoins, il est intéressant d'examiner ce qu'en l'état actuel de nos connaissances ont peut essayer de conclure à ce propos.

Ce qui semble extrêmement probable, c'est que ce Vertébré primitif devait être un animal vivant dans l'eau, peut-être à certains égards comparable à l'Amphioxus, mais très différent cependant puisque la morphologie de ce dernier semble être le résultat de processus adaptatifs secondaires. (Voir à ce sujet, Edm. Perrier, *loco citato*.)

Si l'on examine maintenant en particulier chacune des grandes classes dont se compose l'embranchement qui nous occupe, on voit que l'origine des Poissons est enveloppée des plus profondes ténèbres, ce qui tient probablement en grande

(1) Voy. Edm. Perrier : Les Colonies animales, 1881.

partie à ce que leur classe est un groupe profondément hétérogène provenant vraisemblablement de plusieurs souches différentes. Les Sélaciens et les Ganoïdes apparaissent simultanément dans le Silurien supérieur, présentant déjà les uns et les autres une spécialisation considérable. Il provenaient peut-être d'un tronc commun d'animaux présiluriens dont les restes, aujourd'hui métamorphisés sans doute, resteront toujours ignorés de nous. Quoi qu'il en soit, il semble hors de doute, étant donné le mode d'adaptation de ces Sélaciens et de ces Ganoïdes primitifs, étant donné aussi que le Vertébré ancestral devait être un animal marin, que les Poissons actuels, descendants de cet ancêtre hypothétique, ont continué à habiter le même milieu que lui.

Les Batraciens les plus anciennement connus sont les Stégocéphales, qui apparaissent avec le Carbonifère. Ce sont les premiers Vertébrés terrestres et marcheurs. C'étaient, au point de vue de l'apparence extérieure, des sortes de grandes Salamandres qui pouvaient très certainement, tout comme les Urodèles de nos jours, à la fois marcher sur terre et nager. Ils dérivaient, sans aucun doute, d'êtres adaptés à la vie dans les eaux mais qui, peu spécialisés encore, avaient conservé des caractères de ressemblance très étroits avec les Poissons et notamment avec les Dipnoïs et les Ganoïdes du groupe des Crossoptérygiens. Il est donc probable que c'est par le passage insensible et progressif d'un milieu liquide à un milieu d'abord vaseux, puis de plus en plus solide, que l'adaptation réalisée par le type stégocéphale a dû se produire.

Les plus anciens Reptiles qui apparaissent avec le Carbonifère et le Permien ont encore des caractères très nets de Stégocéphales et la pénétration des deux groupes l'un par l'autre est telle que l'on ne peut que très difficilement donner pour ces animaux une définition suffisamment exacte et précise du type Reptile. Si bien que l'on peut concevoir ces Reptiles comme des Stégocéphales qui s'adaptaient à des conditions d'existence de plus en plus sèches, si l'on peut dire. Les plus anciennement connus furent peut-être, dans une certaine mesure, des arboricoles. Mais on ne peut savoir si ces animaux étaient réellement les premiers types détachés du

tronc ancestral ou s'ils provenaient eux-mêmes d'autres animaux qui avaient passé, avant cette existence peut-être en partie arboricole, par une existence purement terrestre. La chose est probable, car il est un certain nombre de Reptiles, notamment les Tortues, qui ne semblent guère pouvoir dériver d'animaux arboricoles. De plus, on conçoit difficilement le passage d'une vie semi-aquatique à une vie arboricole aérienne sans un stade intermédiaire marcheur. Ce qu'il y a en tout cas de certain, c'est que l'adaptation arboricole semble s'être produite de très bonne heure chez les Reptiles.

Pour ce qui concerne la forme primitive des Mammifères, il ne s'agit pas davantage de savoir si ces animaux dérivent, comme on l'a soutenu jadis, se basant sur un certain nombre de caractères anatomiques, notamment sur la forme des condyles occipitaux, et comme beaucoup l'admettent, d'animaux directement apparentés à nos Amphibiens d'aujourd'hui, ou si, comme on l'a prétendu d'autre part, des Reptiles anomodontes.

Il convient toutefois de bien se mettre en garde à ce propos contre l'erreur si commune que nous avons signalée au début de ce travail et qui consiste à s'appuyer sur des caractères d'adaptation, comme le sont la plupart des caractères squelettiques, pour établir des rapports de parenté. Tout porte à croire, en effet, que la plupart des caractères que présentent les Anomodontes, notamment l'hétéromorphose des dents, soient aussi des caractères d'adaptation et que ces Reptiles disparus soient simplement des types convergents avec les Mammifères.

Une opinion à signaler à propos de la forme adaptative des premiers Mammifères est celle d'Albrecht (1) qui considérait les Cétacés actuels comme pouvant donner une idée de la forme des Promammifères. Des Mammifères analogues aux Cétacés auraient été des types trop éminemment spécialisés pour pouvoir être les ancêtres des Mammifères terrestres. Les Cétacés semblent être, bien au contraire, des Mammifères terrestres retournés à la mer et non les anciennes formes de Mammifères restées marines.

(1) Albrecht : Über die Cetoïde natur der Promammalia. *Anatom. Anz.*, t. I.

La question de la forme primitive des Mammifères a été tout récemment traitée par W. D. Matthew (2). Cet auteur, généralisant à tous les Mammifères la manière de voir de Dollo et de Bensley, à savoir que tous les Marsupiaux descendent de formes arboricoles, estime que le type primitif de tous les Mammifères était le type arboricole. L'ancêtre, d'après lui, devait être un animal de petite taille possédant un crâne de longueur moyenne et dont le cerveau, contenu dans une loge complètement formée d'os, était intermédiaire pour le développement entre celui des Reptiles et celui des Mammifères modernes les moins bien partagés sous ce rapport. Sa dentition était bunodonte (molaires tuberculeuses, prémolaires tranchantes, canines pointues, incisives larges et spatulées), en série continue (sauf un léger diastème en arrière des canines). Son rachis était flexible et ses côtes peu nombreuses, sa queue longue et flexible, bien musclée, peut-être préhensile. Il possédait une clavicule. Ses ilions étaient étroits en forme de baguettes, ses membres antérieurs, longs et jouissant d'une grande liberté par rapport au tronc. Son radius et son cubitus étaient, comme d'ailleurs son tibia et son péroné, séparés et jouissaient des mouvements de pronation et de supination. Poignet et cheville très flexibles, os carpiens séparés, présence d'un central, astragale avec trochlée plate, un col distinct et une tête arrondie. Mains et pieds pentadactyles, doigts très libres et munis de petites griffes. Premier doigt plus ou moins opposable à la main et au pied.

Il est évident que l'animal que décrit trop surabondamment W. D. Matthew est un arboricole des plus caractérisés, possédant un degré d'adaptation atteignant presque celui du Phalanger actuel, par exemple.

Mais il semble que cet auteur attribue à son type ancestral une spécialisation trop avancée, notamment en ce qui concerne la queue préhensile et le premier doigt opposable. Rien n'autorise à penser que les premiers Mammifères aient présenté ces caractères. Les faits semblent indiquer, au contraire, qu'ils devaient présenter un type d'adaptation plus synthétique. S'ils eussent possédé une adaptation aussi parfaite dans le sens de

(2) Matthew : The arboreal ancestry of the Mammalia. *American Naturalist*, 1904.

l'arboricolisme que celle que leur suppose W. D. Matthew, il leur eût été difficile de se prêter ensuite à des adaptations diverses et très différentes. Il semble en réalité que ces animaux aient dû être à la fois capables de monter dans les arbres et d'y progresser, mais aussi de marcher sur la terre, de nager à l'occasion, quelque chose en somme d'analogue aux types les plus synthétiques que l'on rencontre actuellement parmi les Insectivores. Ces derniers, primitifs à tous égards, semblent renfermer des types d'organisation qui, par leur synthétisme adaptatif, peuvent nous donner une idée approximative de ce que pouvaient être les Promammifères. Le Gymnure de Raffles, par exemple, avec ses dents nombreuses, ses extrémités pentadactyles et aptes à des genres de vie multiples, l'arboricolisme notamment, serait peut-être, parmi les animaux actuels, celui qui permettrait le mieux de concevoir ce que devait être, au point de vue morphologique, le Mammifère ancestral.

Quoi qu'il en soit, le type ancestral des Mammifères devait être éminemment synthétique, et, il semble bien qu'un arboricolisme peu avancé entrait pour une part dans son adaptation générale. L'arboricolisme ne peut donc, en ce qui concerne les Mammifères, être considéré comme primitif que dans sa forme la plus simple, c'est-à-dire celle qui s'exerce par la marche sur les branches. L'arboricolisme par préhension ou par suspension paraît plutôt être une adaptation secondaire.

De même, dans la plupart des cas, l'adaptation arboricole n'est pas non plus une adaptation terminale, car de nombreux arboricoles se sont adaptés ensuite à d'autres genres de vie; l'Homme lui-même en est un des exemples les plus remarquables.

Ces considérations préliminaires vont nous permettre d'établir le plan de notre étude en suivant en quelque sorte l'adaptation à la vie arboricole dans ses différentes formes et dans ses différents degrés.

EXPOSÉ PRÉLIMINAIRE ET DÉTERMINATION DU PLAN D'ÉTUDES.

Signification et compréhension du terme arboricole. — Énumération des Vertébrés arboricoles. — Les différents modes d'arboricolisme. — Plan d'études adopté.

Au sens strict et grammatical du mot, on ne devrait comprendre dans le terme d'arboricoles que les animaux vivant d'une façon permanente ou intermittente *dans les arbres*.

Nous donnons ci-joint l'énumération de ces formes dans la série des Vertébrés, mais en y comprenant non seulement les animaux qui habitent les arbres mais ceux qui vivent dans des conditions analogues, soit, comme certains Poissons, les Hippocampes, vivant accrochés dans les algues de la mer, soit qu'à la faveur d'organes adhésifs particuliers ils soient aptes, comme les Geckos, parmi les Reptiles, à progresser, non seulement sur les arbres, mais aussi sur des surfaces verticales ou même horizontales de rochers, par exemple, dans un sens contraire à celui de la direction de la pesanteur, soit enfin qu'ils se suspendent aux saillies des rochers comme le font généralement les Microcheiroptères.

La dénomination d'arboricole est celle qui semble le mieux convenir pour caractériser tous ces modes de vie variés et cependant très comparables. Si on examine en effet toutes les dénominations globales que l'on pourrait proposer pour réunir les formes animales dont nous voulons nous occuper, on s'aperçoit aussitôt que le terme imprécis de *Grimpeur*, par exemple, qui a l'avantage de ne rien préjuger de la nature du substratum, est manifestement insuffisant, car il ne répond qu'à un mode, qui n'est pas le seul, de la vie arboricole.

NOMENCLATURE DES PRINCIPAUX VERTÉBRÉS ARBORICOLES (Sensu lato).

Poissons.

Hippocampes et formes voisines.
Anabantidæ.
Periophtalmus.

Batraciens.

Il existe de nombreux arboricoles parmi les Batraciens anoures :

Hylidæ.

Cystignathidæ (pars) : Hylodes, par exemple.

Ranidæ (pars) : Rhacophorus et les Dendrobatinæ, par exemple.

Reptiles.

Sauria (un grand nombre).

Ophidia (la plupart).

Parmi les formes fossiles, on peut citer en outre : les Microsauri et les Pterosauri.

Oiseaux.

La plupart des Oiseaux, à part les Coureurs, comme l'Autruche, et la plus grande partie de ceux qui, adaptés à la nage, portent des palmures interdigitales aux extrémités postérieures, perchent dans les arbres. Certains, comme les Pics sont de vrais grimpeurs, — d'autres, même, peuvent, d'une façon plus ou moins analogue à celle des Chauves-souris, se tenir, suspendus aux branches.

Mammifères (1).

Marsupiaux. — Dasyuridæ (Dasyurus et Phascologale seulement).

Didelphyidæ (tous excepté Chironectes).

Phalangeridæ.

Macropodidæ (Dendrolagus seulement).

Édentés. — Bradypodidæ.

Effodientia (certains Manis, le tricuspis notamment).

Myrmecophagidæ (Tamandua et Cycloturus seulement).

Ongulés. — Hyracoïdea.

(1) Cette partie de notre tableau, où les formes actuelles sont seules envisagées, est imitée de L.-I. Dublin : Arboreal adaptations : *Amer. naturalist.*, 1903.

Carnassiers. — Felidæ (la plupart : le Jaguar est un arboricole particulièrement caractérisé ; le Guépard est, au contraire un marcheur terrestre très analogue aux Canidæ au point de vue adaptatif.

Viverridæ (Fossa, Viverra, Arctictis).

Mustelidæ (Martes, Helictis, Mephitis).

Ursidæ (tous, excepté l'Ursus maritimus).

Rongeurs. — Anomaluridæ.

Sciuridæ (quelques-uns, Sciurus par exemple).

Lophiomyidæ.

Muridæ (quelques-uns).

Myoxidæ.

Hystricidæ (Synetherinæ seulement).

Insectivores. — Tupaiidæ.

Erinaceidæ (Gymnura seulement).

Galeopithecidæ.

Cheiroptères.

Lémuriens.

Primates (tous, excepté l'Homme, et, jusqu'à un certain point, les Cynocéphales).

Nous n'avons point voulu nous arrêter à l'idée de baser sur cette énumération le plan de notre étude et de passer en revue successivement, chez chacun de ces animaux, les caractères d'adaptation à la vie arboricole. Il nous a semblé plus scientifique, plus instructif et aussi plus conforme aux tendances actuelles de la morphologie et à l'idée générale qui nous a guidé dans ce travail de grouper les formes arboricoles suivant les différents types morphologiques qu'elles réalisent.

Ce procédé a de plus eu l'avantage de nous permettre de traiter la question à un point de vue plus général, d'éviter de nombreuses redites, et même d'en rendre l'exposition beaucoup plus claire.

Les différents animaux arboricoles précédemment énoncés, qui, comme on le voit, appartiennent aux groupes de Vertébrés les plus variés, ne présentent pas en effet un type morphologique uniforme, ce qui tient aux façons différentes dont l'arboricolisme est réalisé chez chacun d'eux et au matériel héréditaire préexistant.

Il convient de faire remarquer d'abord que dans l'étude de tout mode de vie, il y a deux points de vue auxquels on peut se placer : celui de la *progression* et celui de la *station.*

Le plus souvent, ce sont les mêmes organes qui réalisent à la fois la progression et la station, aussi bien dans le mode d'adaptation arboricole que dans les autres : chez l'Homme, par exemple, ce sont les extrémités des membres pelviens seuls qui assurent l'une et l'autre ; chez les Quadrupèdes, ce sont les extrémités des quatre membres.

Cependant certains arboricoles le sont seulement en station.

La plupart des Oiseaux percheurs ne marchent guère en effet sur les branches, et, lorsqu'ils veulent se déplacer, s'ils le font quelquefois, il est vrai, en sautant d'une branche à l'autre, ils progressent, le plus souvent, en s'élevant de leurs ailes.

De même, les Hippocampes sont arboricoles en station seulement, et, c'est par la nage surtout qu'ils se déplacent.

D'où deux grandes catégories d'arboricoles : ceux, plus nombreux, qui le sont à la fois en station et en progression, et ceux (Oiseaux percheurs et Hippocampes, par exemple) qui le sont en station seulement. Les arboricoles de la deuxième catégorie paraissent devoir être nécessairement des animaux à adaptation dualistique, alors que les premiers présentent au contraire un type unistique d'adaptation.

Pour ne pas compliquer les choses, nous n'utiliserons pas cette division pour l'établissement du plan de notre travail.

D'autre part, il convient de remarquer que l'arboricolisme est habituellement exercé par deux sortes d'organes : les extrémités et une portion du rachis plus ou moins étendue suivant les cas.

Chez la plupart des arboricoles les extrémités sont toujours et essentiellement les organes de la progression et de la station ; dans quelques cas seulement la portion coccygienne du rachis, très développée, joue un rôle accessoire.

Chez d'autres, plus rares, l'arboricolisme est exercé uniquement par une portion plus ou moins étendue du rachis.

Il résulte de ceci que nous pouvons dès maintenant diviser les Vertébrés arboricoles en deux grands groupes :

1° Ceux dont l'arboricolisme est exercé par les extrémités et

dans certains cas accessoirement par une portion du rachis (la queue) ;

2° Ceux dont l'arboricolisme est exercé uniquement par une portion plus ou moins étendue du rachis.

En prenant comme base la façon dont les arboricoles utilisent leurs extrémités, nous voyons que les Vertébrés du premier groupe peuvent être répartis en trois grandes subdivisions(1) :

1° Les uns, se différenciant peu, en somme, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue anatomique, des animaux qui marchent sur le sol, sont adaptés à se tenir et à progresser sur les branches, s'aidant soit de griffes puissantes, soit d'organes adhésifs spéciaux, et c'est déjà là une complication et un perfectionnement dans le sens de l'arboricolisme. C'est en quelque sorte le premier degré, le type le plus simple de l'adaptation à la vie arboricole réalisée par les extrémités, celui qui se rapproche le plus de l'adaptation terrestre. Les Félidés arboricoles, par exemple, sont dans ce cas.

2° D'autres sont aptes à saisir les branches. Ce sont les arboricoles préhenseurs, dont on peut considérer les Singes anthropoïdes comme étant des types très caractérisés de ce groupe.

3° D'autres enfin, dont les extrémités sont transformées en véritables crochets, s'y suspendent d'une façon plus ou moins passive en quelque sorte ; ce peut être considéré comme le dernier degré, le stade ultime de l'adaptation. Il est réalisé par les Paresseux et les Chauves-souris, parmi les Mammifères.

Bien entendu, nous ne voulons pas impliquer par là que les arboricoles par suspension aient forcément été successivement des marcheurs, puis des préhenseurs. Bien au contraire, les Paresseux par exemple ne semblent pas avoir passé par le stade préhenseur et paraissent provenir plutôt directement des types marcheurs. Si l'on voulait risquer d'établir une filiation très générale entre ces divers types d'adaptations, ce serait la suivante qui semblerait se rapprocher le plus de la vérité et le mieux convenir aux cas les plus typiques et les plus connus.

(1) Voir à ce sujet L.-I. Dublin, *Loc. cit.*, qui subdivise d'ailleurs les arboricoles d'une façon peu différente de la nôtre.

Marcheurs.

Préhenseurs. — Suspendus.

Nous reviendrons d'ailleurs sur ce sujet.

En classant, d'après ces indications, les animaux du premier groupe, on obtient le tableau suivant, dans lequel nous nous sommes bornés à mentionner les formes principales :

1.
- 1° Marche sur les branches.
  - *A.* Marche simple ou aidée (par des griffes notamment).
    - Parmi les Poissons : *Anabantidæ* et *Periophtalmus.*
    - Sauriens arboricoles.
    - Dendrolague, parmi les Marsupiaux.
    - Carnassiers arboricoles............ Rôle accessoire de la queue chez quelques-uns.
    - Rongeurs arboricoles (1).......... Rôle accessoire de la queue chez quelques-uns.
    - Insectivores arboricoles. Rôle accessoire possible de la queue chez quelques-uns.
  - *B.* Marche avec adhésion.
    - Batraciens arboricoles.
    - Geckos.
    - Dendrohyrax.
- 2° Préhension.
  - Caméléons (Rôle accessoire de la queue).
  - Oiseaux percheurs.
  - Marsupiaux arboricoles (pédimanes) (Rôle accessoire de la queue chez quelques-uns).
  - Lémuriens.
  - Primates arboricoles (Rôle accessoire de la queue chez quelques-uns).
  - Cheiromeles parmi les Cheiroptères.
  - Peut-être quelques Rongeurs.
- 3° Suspension.
  - Bradypodidæ parmi les Édentés.
  - Cheiroptères.

Le deuxième groupe est beaucoup moins important que le premier et ne comprend guère que : les Hippocampes, qui, comme les Oiseaux percheurs, sont arboricoles en station seulement et dont les nageoires pectorales et dorsales sont hautement spécialisées en vue de la nage, leur mode de locomotion habituel, comme le vol est celui des oiseaux ; les Serpents, dont les membres ont disparu et dont le rachis tout entier, par lequel s'exerce un arboricolisme plus ou moins accusé suivant les types, sert aussi bien à la station qu'à la locomotion.

(1) Abstraction faite des formes dont le premier doigt semble pouvoir s'opposer aux autres.

Nous pouvons donc compléter notre classement de la façon suivante :

II. { Hippocampes.
Ophidiens.

Ce tableau synoptique constitue, en somme, la base suivant laquelle nous avons établi le plan de la première partie de notre travail.

Dans une première partie nous étudierons les différents types de l'adaptation arboricole, sans vouloir faire une étude anatomique complète et détaillée de chacun des types pris en particulier, mais en insistant seulement sur les faits qui, au point de vue où nous nous plaçons, présentent un intérêt général.

Nous examinerons ensuite les types qui, dérivant de formes arboricoles, présentent secondairement une autre adaptation.

MARCHE ARBORICOLE

Les animaux adaptés à la marche arboricole présentent, en somme, une assez grande ressemblance de formes avec ceux adaptés à la marche sur le sol, ou du moins avec les moins spécialisés d'entre ces derniers. Pour se rendre compte des différences qui cependant les en séparent, il y a lieu de préciser tout d'abord, en se plaçant d'ailleurs à un point de vue aussi général que possible, les principaux caractères d'adaptation des marcheurs quadrupèdes terrestres.

Considérations préliminaires sur les caractères généraux de l'adaptation a la marche sur le sol chez les Vertébrés.

L'adaptation à la marche terrestre peut être envisagée d'une façon toute préalable au point de vue du nombre des extrémités qui y participent.

En d'autres termes, les Vertébrés marcheurs peuvent être *quadrupèdes* ou seulement *bipèdes postérieurs*. Les premiers sont de beaucoup les plus nombreux, et ce sont les seuls qui nous intéressent au point de vue spécial auquel nous nous sommes placés, puisque les marcheurs arboricoles sont toujours des quadrupèdes (1).

Au point de vue du mode d'usage qu'ils font de leurs extrémités, les animaux quadrupèdes adaptés à la marche sur le sol peuvent être divisés, comme l'on sait, en deux grands groupes :

Les *Plantigrades*, dont l'extrémité repose tout entière sur le sol depuis le talon jusqu'aux orteils, comme le Tatou et comme l'Ours qui est d'ailleurs en même temps un arboricole ;

Les *Digitigrades*, qui s'appuient seulement sur les extrémités de leurs phalanges unguéales, comme le Chien, et plus encore le Bœuf et le Cheval.

Entre ces deux types extrêmes, toutefois, il y a de nombreux intermédiaires : le Blaireau, par exemple, est moins plantigrade que l'Ours, et les Félidés sont un peu moins digitigrades que les Chiens.

(1) Il sera question des bipèdes marcheurs terrestres et en particulier de l'Homme à propos de types d'adaptation d'origine arboricole.

Nous allons brièvement passer en revue, chez les Mammifères, les caractères d'adaptation à la marche terrestre dans ces deux groupes (Plantigrades et Digitigrades), après toutefois avoir indiqué les caractères d'adaptation du thorax et de la ceinture scapulaire qui sont à peu près identiques dans les deux catégories de marcheurs terrestres, les Digitigrades étant cependant, à cet égard, plus différenciés des arboricoles que les Plantigrades.

Caractères généraux d'adaptation du thorax et de la ceinture scapulaire chez les Mammifères quadrupèdes marcheurs terrestres (1). *Leurs modifications chez les autres types adaptifs à mouvements plus complexes du membre antérieur (arboricoles notamment).*

A. *Squelette.* — On sait que d'une façon générale, chez les Mammifères marcheurs terrestres les plus spécialisés, les membres antérieurs se déplacent uniquement d'arrière en avant et dans un plan parallèle au plan sagittal du corps. Au contraire, chez ceux où la spécialisation est moins avancée et où l'adaptation à la marche terrestre est combinée avec une autre adaptation nécessitant des mouvements plus complexes des membres, l'articulation scapulo-humérale est le siège de mouvements variés et dans tous les sens. Il résulte de ces faits que les surfaces articulaires de l'omoplate et de l'humérus sont, chez les Mammifères marcheurs terrestres exclusifs, allongées d'avant en arrière au lieu de présenter une forme plus ou moins arrondie comme celle qu'elles affectent chez les Primates par exemple. Une autre conséquence de ce mode d'usage des membres antérieurs est que les Mammifères marcheurs possèdent un thorax généralement aplati bilatéralement dans sa région antérieure (indice thoracique faible), et, cet aplatissement est d'autant plus accentué que leur spécialisation adaptative est plus avancée. Chez les Équidés, par exemple, cette disposition atteint son maximum (2).

Parallèlement à cette forme du thorax, le sternum, soumis en grande partie aux mêmes influences, est, dans sa région

(1) Cette question a déjà été traitée par l'auteur au cours d'un certain nombre de mémoires. Voy. R. Anthony, n°s 8, 10, 12, 14, 33.

(2) Voir à ce sujet Weisgerber : L'Indice thoracique, 1879.

antérieure (1) également applati d'un côté à l'autre. Dans l'étude que j'ai faite des variations adaptatives du sternum dans la série des Mammifères, j'ai montré que l'indice sternal mesuré à la base de la 1re sternèbre (2) $\left(\frac{\text{Épaisseur} \times 100}{\text{Longueur}}\right)$ qui est environ chez l'Homme, où le bras acquiert la possibilité de se mouvoir dans tous les sens, de 32,4 (Européen), dépasse 300 chez le Cheval (3).

Enfin, troisième conséquence du mode spécial de fonctionnement de leurs membres thoraciques, les animaux marcheurs sont dépourvus de clavicules. Si nous étudions à ce point de vue le Cheval, animal parvenu à cet égard à un degré de perfection considérable, nous voyons chez lui un long et puissant muscle partir de la base du crâne pour aller s'insérer a la région supérieure de l'humérus. On lui donne, en raison de ses insertions, le nom de *mastoïdo-huméral*, et c'est lui qui commande les mouvements de propulsion du membre antérieur. A peu près au niveau de la pointe de l'épaule, ce muscle présente une légère intersection fibreuse, de forme sinueuse, qui le divise complètement en deux parties.

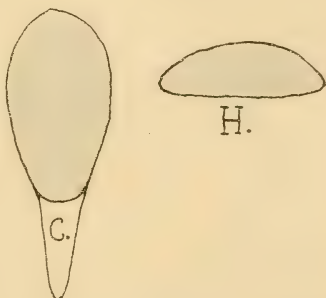


Fig. 2 : Forme schématique de la coupe transversale du sternum. — C, chez un Cheval; H, chez un homme.

Il est facile de se rendre compte que cette intersection correspond à la clavicule qui existait sans doute chez les ancêtres du Cheval, présentant un type d'adaptation plus synthétique et qui a complètement disparu chez ce dernier. La partie céphali-

(1) Le thorax et le sternum tendent toujours, dans leur région postérieure, à s'élargir dans le sens transversal par le fait de la masse des organes viscéraux qui pénètrent plus ou moins dans la loge thoracique (voussure accentuée du diaphragme). Ce caractère est particulièrement accentué chez les Ruminants.

(2) Ce point est celui où l'influence de l'adaptation des membres antérieurs se fait le plus fortement et le plus exclusivement sentir.

(3) R. Anthony, (8, 33).

que du muscle mastoïdo-huméral correspond au muscle cleido-mastoïdien et à une partie du trapèze des animaux claviculés ; la partie humérale est l'analogue d'une portion de leur deltoïde. Chez les animaux où la spécialisation en vue de la locomotion terrestre est moins avancée que chez le Cheval, et où, en plus de leurs fonctions locomotrices, les membre antérieurs servent à des usages variés, l'intersection fibreuse est plus marquée et elle contient même souvent un petit os de forme allongée, qu'on rencontre chez le Chat et le Lapin par exemple. Enfin, chez les animaux où le membre antérieur est mobile dans tous les sens et où le thorax est large et aplati, la clavicule présente son complet développement.

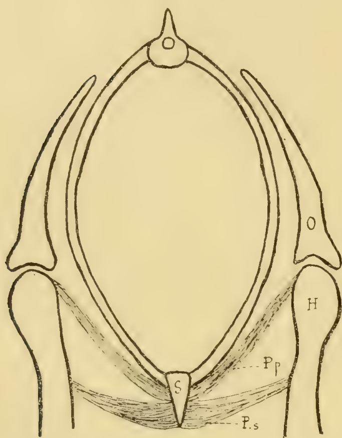


Fig. 3. — Coupe schématique du thorax chez le Cheval : S, sternum : O, omoplate ; H, humérus ; P.*s*., muscle pectoral superficiel ; P.*p*., muscle pectoral profond.

La clavicule joue en somme le rôle d'un arc-boutant chez les animaux dont les membres antérieurs sont mobiles dans tous les sens. Existant nécessairement chez les types synthétiques, elle disparaît plus ou moins complètement chez les animaux spécialisés pour la marche sur le sol.

B. *Musculature*. — La musculature du thorax présente aussi, par le fait de l'adaptation à la marche sur le sol, des caractères très particuliers. Les muscles pectoraux surperficiels s'insèrent au contact l'un de l'autre sur la ligne médiane du sternum, et même, dans beaucoup de cas, sur une mince cloison fibreuse qui le prolonge ventralement suivant sa ligne médiane, figurant une sorte de bréchet fibreux et flottant, réduit à sa plus simple expression.

Leur contact est parfois tellement intime que c'est avec la plus grande peine que l'on peut se rendre compte que les

fibres ne passent pas d'un côté à l'autre. Le Cheval, par exemple, est dans ce cas. Certains Ongulés même, les Lamas (1), ont des muscles pectoraux superficiels dont les insertions thoraciques sont faites de digitations qui dépassent, en s'entre-croisant, la ligne médiane. Cette disposition correspond peut-être à une adduction exagérée des membres antérieurs, nécessitée par la vie dans les montagnes ; les Lamas doivent en effet parfois se trouver dans la nécessité de poser leurs deux extrémités antérieures très rapprochées sur des surfaces restreintes.

Chez les animaux où, comme chez l'Homme, le thorax et le sternum sont, par le fait de la complexité des mouvements du membre antérieur, considérablement élargis dans le sens bilatéral, la distance qui sépare le bras de la ligne médiane du corps est devenue plus considérable que ne le comporte la longueur de fibres nécessaires à l'amplitude des mouvements d'adduction du membre thoracique, et il s'ensuit que les muscles pectoraux superficiels, ayant reculé leurs insertions de toute la longueur de fibres inutilisable, laissent entre eux un large espace.

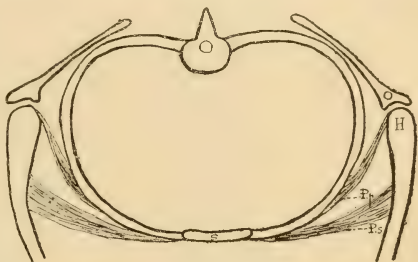


Fig. 4. — Coupe schématique du thorax chez l'Homme : S, sternum ; O, omoplate ; H, humérus ; P.*s*., muscle pectoral superficiel ; P.*p*., muscle pectoral profond.

Un autre facteur intervient d'ailleurs aussi comme déterminant de cette disposition anatomique : par le fait de la forme même que prend le thorax en s'élargissant bilatéralement, les fibres pectorales superficielles s'accolent intimement à la paroi au voisinage de la ligne médiane, et, cet accolement détermine un recul de l'insertion, toute la partie comprise entre le point d'accolement et la ligne médiane étant devenue physiologi-

(1) Lesbre : Recherches anatomiques sur les Camélidés. *Arch. du Mus. d'Hist. nat.* de Lyon, 1900.

quement inutile (1). Je crois avoir établi dans un précédent mémoire que c'est uniquement par le fait de la présence de cet espace resté libre que peuvent se développer parfois, chez l'Homme, ces formations musculaires encore problématiques quant à leur signification et à leur origine, et auxquelles on donne le nom de muscles présternaux (2).

Ces muscles n'existent pas et ne peuvent exister chez les marcheurs quadrupèdes à pectoraux superficiels intimement accolés,

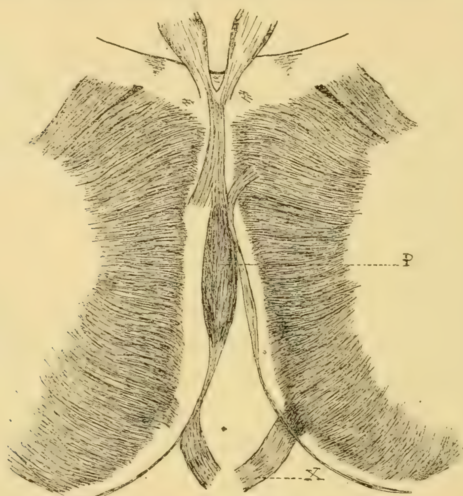


Fig. 5. — Muscle présternal chez l'Homme (P).

mais ils se rencontrent, au contraire, à l'état rudimentaire il est vrai, chez certains animaux qui possèdent par le fait d'une adaptation autre (l'adaptation à la nage notamment) un sternum élargi transversalement (Cétacés). M. Van den Broek (3) d'ailleurs a tout récemment signalé un cas unique, à mon su du moins, de muscle présternal chez un Anthropoïde, un gibbon. Les Anthropoïdes ont, en effet, comme l'Homme un indice

(1) Voy. R. Anthony, nos 2, 3.
(2) Voy. R. Anthony, n° 12.
(3) Van den Broek : Ein doppelseitiger M. sternalis... bei Hylobates syndactylus. *Anatom. Anz.*, 1910.

thoracique très élevé et un indice sternal très bas, et dans mon mémoire sur le muscle présternal de 1900, j'avais prévu qu'on signalerait probablement un jour la présence de formations présternales chez les Anthropoïdes.

Au point de vue du muscle pectoral superficiel, il convient enfin de mentionner la transposition, chez les Mammifères marcheurs terrestres, à l'extrémité sternale antérieure de son faisceau claviculaire (muscle épisternal) contraint d'émigrer vers la ligne médiane par le fait de la disparition de la clavicule (1)

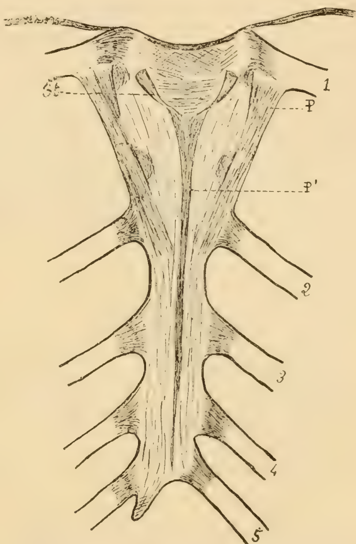


Fig. 6. — Formation fibreuse présternale chez un Delphinus.

Chez les quadrupèdes marcheurs il existe nécessairement, entre la paroi thoracique et le membre antérieur, un espace considérable que limite du côté ventral le plan pectoral superficiel. Le creux de l'aisselle s'étend en avant jusqu'au voisinage de la ligne médiane du corps. Cet espace est occupé par les muscles suivants : le pectoral profond ; le transverse des côtes ; le prolongement thoracique du grand droit de l'abdomen ; le scalène transcostal (Voy. fig. 3).

Le pectoral profond se compose d'habitude, ainsi que je l'ai montré ailleurs (2), de trois faisceaux : un faisceau antérieur qui est, chez l'Homme, représenté par le sous-clavier s'insérant d'un côté à l'angle de la première côte et du sternum, à la clavicule de l'autre ; chez les Mammifères marcheurs terrestres dépourvus de clavicule, il se perd à la face profonde du mastoïdo-huméral au niveau de l'intersection fibreuse claviculaire ; un faisceau

(1) Voy. R. Anthony, n° 8.
(2) Voy. R. Anthony, n° 8.

moyen (petit pectoral de l'Homme) ; et un faisceau postérieur ou abdomino-huméral. Le faisceau moyen est toujours, chez les Mammifères marcheurs quadrupèdes, un muscle puissant, dépassant en surface et en volume le pectoral superficiel qu'il déborde en arrière.

Il s'insère en dedans sur le sternum, en dehors à la tête humérale passant par-dessus l'apophyse coracoïde très réduite sans présenter de connexions avec elle.

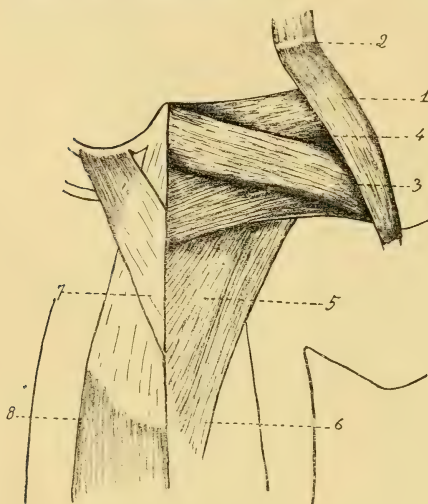


Fig. 7. — Les muscles de la région thoracique antérieure chez l'Hyène : 1, muscle mastoïdo-huméral ; 2, intersection fibreuse claviculaire ; 3, muscle épisternal ; 4, muscle pectoral superficiel ; 5, muscle pectoral profond avec 6, son faisceau abdominal ; 7, muscle transverse des côtes ; 8, muscle grand droit avec son prolongement fibreux thoracique.

Le transverse des côtes, qu'on pourrait peut-être considérer dans une certaine mesure comme la continuation sur le thorax du scalène antérieur, part de la première côte, et, se dirigeant obliquement en dedans, va s'insérer, par un tendon large et aminci, au sternum, au-dessous du pectoral profond.

Le grand droit de l'abdomen s'insère à la première côte par une expansion tendineuse qui passe sous le muscle précédent.

Enfin, un scalène, auquel on donne, en raison de ses rapports avec la paroi thoracique, le nom de *transcostal*, prolonge souvent assez loin sur le thorax ses insertions distales.

Dans un travail antérieur (1) j'ai montré, et, dans sa thèse de doctorat en médecine, un de mes élèves, le docteur J. Romignot (2) a illustré cette conception de nom-

(1) Voy. R. Anthony, n° 2, 3.

(2) J. Romignot : Du rôle de la compression active dans la localisation des tendons. Th. doct. méd. Lille, 1902.

breux exemples, que lorsqu'un muscle en croise et en rencontre un autre de façon à le comprimer contre un plan résistant, la partie comprimée se transforme en tissu tendineux, et cela d'autant plus que la compression est plus forte.

Il nous semble que, déjà chez les animaux exclusivement marcheurs, le transverse des côtes et le grand droit de l'abdomen doivent leur constitution tendineuse, au voisinage de la ligne médiane, à la compression exercée par les muscles pectoraux profonds sur le plan osseux thoracique.

A mesure que l'on passe d'animaux à indice thoracique faible à des animaux à indice thoracique élevé, le pectoral superficiel, se rapprochant de la paroi, tend à comprimer l'extrémité proximale du pectoral profond. Chez certains Singes platyrrhiniens, dont l'indice thoracique est généralement supérieur à celui des catarrhiniens, et notamment chez le Cebus, ce dernier muscle, au lieu de s'insérer sur le sternum lui-même, s'attache aux sternocôtes, à une certaine distance de la ligne médiane, par des digitations tendineuses.

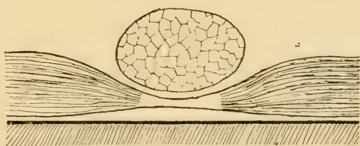


Fig. 8. — Schéma destiné à faire comprendre le mécanisme de la tendinification des muscles par compression.

Chez l'Homme, il recule encore ses insertions et, devenu extrêmement réduit, étouffé en quelque sorte entre le pectoral superficiel et la paroi, il mérite bien le nom de *petit pectoral*.

La compression est même telle entre le pectoral superficiel et la paroi thoracique, chez l'Homme, que le transverse des côtes a complétement disparu et que le grand droit, expulsé de la région thoracique, recule ses insertions sur les côtes jusqu'à la limite à peu près du bord inférieur du pectoral superficiel.

Le tableau ci-joint résume les différences morphologiques qui viennent d'être énumérées et montre la dépendance dans laquelle les unes se trouvent par rapport aux autres, chez un marcheur quadrupède exclusif (Chien); chez un type synthétique encore marcheur terrestre, mais surtout arboricole (Macaque), et enfin chez un animal où le membre antérieur a pris son maximum de liberté (Homme).

CHIEN.	MACAQUE.	HOMME.
Membre antérieur exclusivement locomoteur.	Membre antérieur adapté à la préhension mais conservant encore une certaine aptitude à la locomotion.	Membre antérieur spécialisé pour la préhension.
Indice thoracique = 82.	Indice thoracique = 84.	Indice thoracique = 112 (Européen).
Indice sternal = 70.	Indice sternal = 65,6.	Indice sternal = 32,4 (Européen).
Pas de clavicule.	Clavicule complète.	Clavicule développée à l'extrême.
Muscles pectoraux superficiels accolés.	Muscles pectoraux superficiels accolés.	Muscles pectoraux superficiels distants. Possibilité de la présence d'un muscle présternal.
Muscle pectoral profond très développé.	Muscle pectoral profond moyennement développé.	Muscle pectoral profond très réduit.
Muscle transverse des côtes.	Muscle transverse des côtes.	Muscle transverse des côtes absent.
Prolongement thoracique du grand droit de l'abdomen.	Prolongement thoracique du grand droit de l'abdomen.	Le grand droit de l'abdomen arrête ses insertions au bord inférieur du pectoral superficiel.

En résumé donc, au point de vue du thorax et de la ceinture scapulaire, les marcheurs terrestres peuvent être caractérisés de la façon suivante :

Physiologiquement : mouvements de l'articulation scapulo-humérale se produisant uniquement dans un plan parallèle au plan sagittal.

Conséquences morphologiques : surface articulaire scapulo-humérale allongée d'avant en arrière. Thorax et sternum aplatis bilatéralement.

Absence de clavicule osseuse.

Muscles pectoraux superficiels rapprochés et impossibilité du développement de muscles présternaux. Émigration à l'extrémité sternale antérieure du faisceau claviculaire.

Muscles pectoraux profonds très développés.

Présence d'un transverse des côtes et d'un prolongement fibreux thoracique du grand droit de l'abdomen.

Ces caractères, très accentués chez les marcheurs terrestres les plus spécialisés, notamment chez les Digitigrades, s'atténuent d'autant que les types organiques envisagés sont plus synthétiques. Les caractères opposés se développent au contraire à mesure que le membre antérieur se libère, et sont surtout accentués chez les arboricoles bien caractérisés et chez l'Homme.

1° PLANTIGRADES

La disposition plantigrade est fréquemment le fait d'animaux adaptés à la fois à la marche sur le sol et à un certain degré de marche arboricole. Elle devait caractériser nécessairement les types synthétiques ancestraux.

Cependant il existe des plantigrades spécialisés pour la marche terrestre et dans le mode de vie desquels l'arboricolisme ne tient plus aucune place. Le Tatou et, parmi les formes fossiles, le Coryphodon et le Nesodon de Patagonie (1), par exemple, en sont des exemples frappants.

Il convient de remarquer qu'au point de vue strictement grammatical le terme de *Plantigrade* s'applique seulement à l'extrémité postérieure. Celui de *Palmigrade*, qui conviendrait à l'extrémité antérieure, n'est guère employé. Il ne convient d'ailleurs que rarement à la réalité des choses. En effet, chez les Plantigrades marcheurs quadrupèdes, les deux extrémités présentent toujours d'importantes différences au point de vue du type adaptatif. C'est ainsi que lorsque les extrémités postérieures sont nettement plantigrades, les extrémités antérieures sont toujours un peu moins complètement palmigrades.

Cela tient évidemment à ce fait que, même chez ces animaux, et, en dépit de leur marche quadrupède, les extrémités antérieures servent le plus souvent, en dehors de leur fonction locomotrice, à des usages secondaires et variés, comme de déchirer une proie, de fouir la terre, de porter des objets à la bouche, sans qu'il y ait préhension véritable, comme c'est le cas de nombreux Rongeurs, notamment de l'Écureuil. Les extrémités postérieures, par contre, sont toujours unique-

(1) A. Gaudry : Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux. *Annales de Paléontologie*, t. I, 1906.

ment locomotrices et cet exclusivisme physiologique explique leur perfection adaptative toujours plus accusée.

Les membres des Plantigrades sont généralement courts et robustes. A la jambe, le tibia et le péroné sont bien développés et le plus souvent indépendants.

A l'avant-bras, le radius et le cubitus, également bien développés et indépendants, sont généralement, par le fait d'une adaptation surajoutée à l'adaptation locomotrice, doués de mouvements de pronation et de supination plus ou moins développés suivant les cas.

Dimensions et formes générales des rayons digités. — L'extrémité plantigrade est caractérisée par la brièveté, la robustesse et la rectitude des rayons digités.

Ces derniers offrent, à la main comme au pied, des différences de volume et de longueur les uns par rapport aux autres, qui font que les extrémités présentent, chez les différents animaux plantigrades, un certain nombre de types dont la constitution est en rapport avec la direction de l'axe de sustentation du corps (Voir à ce sujet les travaux de Kowalewsky, Cope et Osborn).

Supposons une extrémité plantigrade munie de cinq rayons digités suivant le type réalisé chez les Mammifères où elle affecte la disposition la plus primitive, et prenons, comme point de départ hypothétique de notre exposé, l'égalité, à la fois au point de vue de la grosseur et de la longueur, de ces cinq rayons.

On observe que, d'une façon générale, le doigt par lequel passe l'axe de sustentation, c'est-à-dire celui sur lequel repose en plus grande partie le poids du corps, présente par rapport aux autres des dimensions plus accusées, à la fois dans le sens transversal et dans le sens longitudinal.

Si l'axe passe par le doigt I, ce doigt est à la fois le plus long et le plus gros, et les autres doigts vont en diminuant progressivement de longueur et de grosseur, à mesure qu'ils s'éloignent du doigt sustentateur.

Nous verrons plus loin que ce type morphologique est à peu près réalisé par le pied plantigrade de l'Homme (1).

(1) Volkov : Les variations squelettiques du pied. *Bull. Soc. Anthr.*, Paris,

Si l'axe passe entre les doigts 1 et 2, ces deux doigts sont égaux, et les doigts 3, 4 et 5 diminuent de plus en plus à mesure qu'ils s'éloignent de l'axe de sustentation.

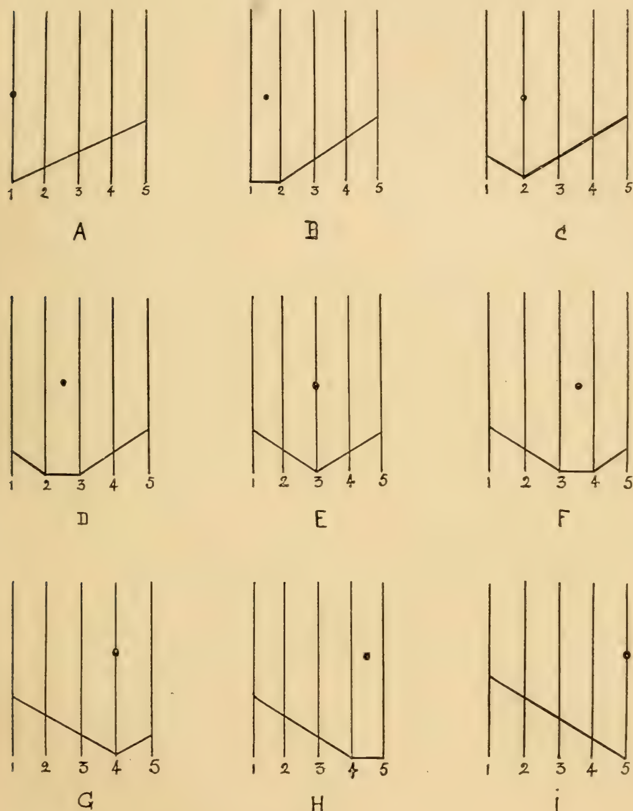


Fig. 9.

Si l'axe passe par le doigt 2, les doigts 1 et 3, de part et d'autre de cet axe, se réduisent de quantités qui seraient sensiblement

1903-1904. Voy. également R. ANTHONY n° 17. Chez l'homme l'axe de sustentation du pied passe quelquefois un peu en dehors du doigt 1.

égales si d'autres causes modificatrices n'intervenaient, et les doigts 4 et 5 se réduisent proportionnellement à leur éloignement du doigt sustentateur.

Le schéma ci-joint (page 151) montre comment peuvent se produire les réductions des doigts suivant les différentes positions A, B, C, D, E, F, G, H, I, de l'axe de sustentation.

Forme des os du pied et de la main (*tarse et métatarse carpe et métacarpe*). — Les os du carpe, et beaucoup plus encore ceux du tarse (le pied présentant toujours une adaptation locomotrice plus avancée que celle de la main), sont caractérisés par des bords abrupts et l'égalité de leurs surfaces en contact, ce qui indique d'une part que les mouvements qui s'y passent sont de simples mouvements de glissement, et d'autre part que ces mouvements sont de très faible amplitude. Tout concorde, en somme, à assurer la solidité au détriment de la mobilité et de la souplesse. Il y a même, chez les Plantigrades marcheurs les plus spécialisés, une certaine tendance à l'ankylose des os des régions proximales (tarse, carpe), qui s'accuse parfois dans le pied de l'Homme (1) par exemple, et qui est toujours plus marquée chez les marcheurs quadrupèdes dans le pied, organe uniquement locomoteur, que dans la main. Cette tendance s'affirme bien davantage encore, ainsi que nous le verrons plus loin, chez les marcheurs digitigrades.

Voûte. — Le pied des Plantigrades marcheurs est, dans les types d'évolution les plus avancés, caractérisé par une disposition en voûte de ses éléments. Cette voûte, qui transforme le pied en un véritable ressort auquel l'astragale transmet le poids du corps, existe à la fois dans le sens transversal et dans le sens longitudinal de l'extrémité.

Le pied du Tatou (2) ainsi que celui du Coryphodon et du Nesodon parmi les Mammifères fossiles est particulièrement caractérisé par la présence de cette double voûte, qui s'observe avec une plus grande netteté encore dans le pied humain.

(1) Voir à ce sujet : H. Leboucq : De la soudure congénitale de certains os du tarse *Bull. Acad. Roy. de médecine de Belgique*, 1890.
(2) Volkov : *Loc. cit.*

Réduction des griffes. — Enfin, les extrémités des Plantigrades exclusivement marcheurs terrestres sont caractérisées par la réduction des griffes, conséquence à la fois de l'inutilité de ces organes pour la marche et de leur usure mécanique sur le sol. Si les Ours possèdent de longues et puissantes griffes, c'est qu'ils sont adaptés également à l'arboricolisme.

Caractères généraux de la musculature de l'avant-bras et de la main. — Les muscles de l'avant-bras et de la main présentent, chez les marcheurs plantigrades, une complexité voisine de celle qui s'observe chez les marcheurs arboricoles et dont il sera question ultérieurement.

2° DIGITIGRADES

Alors que les Plantigrades sont souvent des types d'adaptation synthétique, les Digitigrades sont toujours, au contraire, des marcheurs terrestres plus ou moins exclusifs et sont susceptibles d'atteindre, dans ce mode d'adaptation, un degré de perfection dont les Plantigrades n'approchent jamais.

Ils dérivent sans aucun doute de types plantigrades synthétiques.

Les membres des Digitigrades sont généralement, comparés à ceux des Plantigrades, longs et grêles.

A la jambe, le péroné est toujours plus ou moins réduit et, dans les types les plus évolués, il se soude au tibia et disparaît même en partie.

A l'avant-bras, le radius et le cubitus sont également le plus souvent soudés, et ce dernier os réduit. En tout cas, les mouvements de pronation et de supination sont toujours plus ou moins abolis, même chez les types les moins parfaits et les moins exclusifs.

Dimensions et formes générales des rayons digités. — L'extrémité digitigrade est caractérisée par la longueur au lieu de la brièveté, la gracilité au lieu de la robustesse, et la rectitude des rayons digités.

Comme chez les Plantigrades, ces derniers présentent, aussi bien à la main qu'au pied, des différences de volume et de longueur, en rapport avec la position de l'axe de sustentation du corps (Voir schémas de la page 151).

Nous retrouvons chez les Digitigrades les mêmes processus de modifications des doigts que chez les Plantigrades, mais, dans chaque type répondant à une position déterminée de l'axe de sustentation, on observe que les réductions sont toujours plus marquées que dans le type plantigrade correspondant.

C'est ainsi par exemple que, chez les animaux chez lesquels l'axe de sustentation passe par le doigt 3, les doigts 1 et 5 sont généralement plus courts qu'ils ne le seraient chez un Plantigrade. Ils arrivent même souvent à disparaître presque totalement, et il peut même en être ainsi des doigts 2 et 4 eux-mêmes, comme c'est le cas du Cheval actuel, dont le pied est composé du seul doigt 3 flanqué de deux courts stylets osseux sans rôle physiologique et qui représentent les doigts 2 et 4 atrophiés.

Cette différence au point de vue de l'évolution des extrémités, entre les Plantigrades et les Digitigrades, tient à ce fait que, chez les premiers, les doigts accessoires, c'est-à-dire ceux qui se trouvent situés de part et d'autre du doigt sustentateur, ne perdent jamais complètement leur rôle dans l'appui, tandis que chez les Digitigrades, au contraire, par le fait que l'animal repose sur ses extrémités unguéales, les doigts situés latéralement par rapport au doigt sustentateur tendent immédiatement à quitter le sol et, leur inutilité devenant presque immédiatement absolue, le processus de régression qui les frappe s'accentue rapidement. Ces faits bien connus ont d'ailleurs été suffisamment étudiés pour qu'il soit inutile d'y insister davantage.

Forme des os du pied et de la main. — Les os du pied et de la main présentent le même aspect que chez les Plantigrades, mais le processus d'ankylose des os des rangées proximales s'y poursuit beaucoup plus rapidement. Dans de remarquables études, Joly (1) s'est efforcé de montrer que l'éparvin et le suros du cheval devaient être considérés comme des processus évolutifs

(1) Joly : De la solipédisation des Équidés dans les temps actuels. *C. R. Acad. des Sc.*, 1898. — Toulouse, 1898. — *Bull. Soc. Centr. Méd. vétér.*, 1898.

normaux auxquels nous assistons et qui tendent, par l'ankylose progressive des éléments tarsiens et carpiens, à transformer l'extrémité en une colonne rigide. Il est remarquable, en effet, que le nombre des os tarsiens du Cheval tend actuellement à se réduire par fusion des éléments adjacents.

Réduction et transformation des griffes. — La réduction des griffes caractérise aussi bien les Digitigrades marcheurs que les Plantigrades, et, chez les plus évolués d'entre eux, les Ongulés, elles se transforment même en sabots enveloppant complètement la dernière phalange.

Caractères généraux de la musculature de l'avant-bras et de la main. — Alors que nous avons vu que chez les marcheurs terrestres plantigrades la musculature de l'avant-bras et de la main présente une complexité rappelant celle des marcheurs arboricoles, nous observons au contraire chez les Digitigrades une simplification considérable de cette même musculature.

Cette simplification porte plus ou moins sur tous les groupes musculaires et ressort très nettement à l'avant-bras de la comparaison d'un d'entre eux très circonscrit, celui des radiaux, chez les Ursidés, par exemple l'Ours des Cocotiers, marcheur plantigrade chez lequel l'adaptation arboricole l'emporte sur l'adaptation terrestre, chez les Félidés, par exemple la Panthère, quadrupède à la fois marcheur et arboricole et, chez les Canidés, carnassiers exclusivement adaptés à la marche sur le sol, et, enfin chez le Cheval, arrivé à la spécialisation extrême dans ce genre d'adaptation.

Les muscles radiaux, comme on le sait, atteignent chez l'Homme, en raison du rôle physiologique complexe du membre antérieur, et, en particulier de la main, un maximum d'importance morphologique et une grande netteté d'individualisation. Ils partent tous deux de l'épicondyle, et vont s'attacher distalement par de longs tendons, le premier à la tête du deuxième métacarpien, le second à celle du troisième.

Chez l'Ours des Cocotiers, les deux radiaux, très comparables à ceux de l'Homme, sont puissants et nettement individualisés.

Chez la Panthère, nous les avons vus déjà un peu moins

volumineux, mais encore nettement distincts l'un de l'autre. Mais, chez le Chat, ils commencent à se fusionner et prennent souvent l'aspect d'un muscle unique dont le tendon est divisé, à son extrémité distale, en deux branches qui s'insérent, l'une au métacarpien de l'index, l'autre à celui du médius.

Cette disposition est la règle chez le Chien.

Chez le Cheval enfin, les deux radiaux contituent un muscle unique très considérable et très puissant (1) et auquel les anatomistes vétérinaires donnent le nom *d'extenseur radial du métacarpe.*

*
* *

Comme nous l'avons dit au début de ce travail, les premiers Mammifères terrestres devaient sans doute réaliser un type synthétique de marcheurs plus ou moins plantigrades aptes à la fois à progresser sur le sol et, d'une façon accessoire, sur les branches. Certains d'entre eux ont dû se spécialiser dans le sens de la vie purement terrestre et prendre les caractères morphologiques précédemment énumérés, soit des Plantigrades, soit des Digitigrades. D'autres, au contraire, ayant évolué nettement vers l'arboricolisme, sont demeurés Plantigrades. Quelques-uns toutefois, après avoir d'abord évolué dans le sens de la marche terrestre, se sont secondairement adaptés à l'arboricolisme, et, si leurs extrémités avaient déjà subi un commencement de transformation digitigrade, elles ont repris alors, sous l'influence de ce nouveau changement dans les conditions d'existence, le type nettement plantigrade : c'est le cas des Dendrolagues, qui ne sont en somme que des Kanguroos secondairement adaptés à l'arboricolisme.

Il ressort de ceci que les Mammifères marcheurs arboricoles sont tous, en fin de compte et à des degrés différents, plus ou moins plantigrades. Il en est de même des Reptiles arboricoles marcheurs, chez lesquels la disposition plantigrade paraît également pouvoir être envisagée comme primitive.

(1) La simplification de l'extenseur radial du métacarpe chez le Cheval peut être envisagée comme due, soit à la complète disparition du faisceau destiné au doigt 2, très réduit chez cet animal, soit à la fusion de ce faisceau avec celui destiné au doigt 3. L'étude embryologique seule pourra répondre à cette question. Et nous profitons de cette occasion pour attirer une fois de plus l'attention des chercheurs sur le grand intérêt qu'il y aurait, au point de vue morphogénique général, à étudier le développement embryogénique des groupes musculaires.

Caractères du thorax et de la ceinture scapulaire chez les mammifères arboricoles marcheurs.

Le mode de vie arboricole a provoqué chez les Mammifères le développement de caractères opposés à ceux qui sont l'apanage, au point de vue du thorax et de la ceinture scapulaire, des marcheurs terrestres, et surtout des Digitigrades, qui atteignent dans ce genre d'adaptation le maximum de spécialisation. Ces modifications s'expliquent aisément par l'usage complexe que les arboricoles ont à faire de leurs membres antérieurs. Leur tête humérale se rapproche davantage de la forme arrondie. Ils ont généralement un thorax moins aplati latéralement (indice thoracique plus élevé) que celui des marcheurs terrestres, un indice sternal moins élevé et une clavicule plus développée.

Chez les Chats, par exemple, l'indice sternal est de 92,6 environ, en moyenne, alors que chez le Guépard, félidé uniquement marcheur, il atteint 136,3. Parmi les Rongeurs, il est de 100 chez les Sciuridés, alors que chez *l'Hydrochœrus capybara* Erxl., qui possède un type adaptatif voisin de celui des Ongulés, il atteint 175.

La musculature du thorax est peu différente de celle qu'on observe chez les marcheurs plantigrades terrestres (1).

Nous avons vu précédemment le sens dans lequel ces caractères se modifient, à mesure que les membres antérieurs présentent une plus grande liberté, pour aboutir à la disposition humaine en passant par celle des arboricoles préhenseurs, des Singes en particulier.

Adaptation des extrémités a la marche arboricole.

Nous avons vu plus haut que parmi les marcheurs terrestres les Plantigrades sont caractérisés par le complet développement des os de l'avant-bras et de la jambe, la possibilité plus ou moins accusée de rotation du radius et du cubitus l'un par rapport à l'autre, la complexité des muscles de l'avant-bras et

(1) Voy. R. Anthony : nos 8, 10, 12, 14, 33.

de la jambe, de la main et du pied, la brièveté et la robustesse des rayons digités. Les Digitigrades sont, au contraire, remarquables par l'atrophie de l'un des deux os de l'avant-bras et de la jambe, la simplification de la musculature des extrémités, la longueur et la gracilité de leurs doigts, caractères qui s'accentuent de plus en plus à mesure que l'adaptation s'accuse et tend à devenir exclusive.

Les uns et les autres sont en outre remarquables par la réduction de leurs griffes, souvent leur transformation en sabots (Digitigrades), par la forme anguleuse et parfois une tendance à la synostose de leurs éléments carpiens et tarsiens, métacarpiens et métatarsiens. Ces modifications sont toujours plus marquées au membre pelvien qu'au membre thoracique.

Squelette de l'avant-bras et de la jambe. — Les marcheurs arboricoles présentent à peu près le même développement relatif dans le sens transversal des os de l'avant-bras et de la jambe que les marcheurs terrestres; mais les mouvements de pronation et de supination du radius et du cubitus sont généralement plus développés.

A ce point de vue de la morphologie de l'avant-bras et de la jambe, il est intéressant de comparer deux Félidés assez voisins, l'un exclusivement adapté à la marche terrestre, le Guépard, l'autre très arboricole, le Jaguar.

Chez le Guépard, les os de la jambe et de l'avant-bras présentent l'aspect de ceux des marcheurs exclusifs et tendent plus particulièrement à ressembler à ceux du Chien, parmi les Carnassiers : le péroné et le cubitus sont réduits, grêles à leur extrémité distale. L'avant-bras ne paraît posséder aucun mouvement de pronation et de supination.

Chez le Jaguar, au contraire, les os de l'avant-bras et de la jambe sont massifs, et les premiers possèdent des mouvements de pronation et de supination très nets.

Enfin, l'avant-bras et la jambe sont proportionnellement beaucoup plus courts chez le Jaguar que chez le Guépard.

Musculature des extrémités. — La musculature de l'avant-bras et de la main, ainsi que celle de la jambe et du pied, présente d'une façon générale une complexité beaucoup plus grande chez les marcheurs arboricoles, types plus synthétiques, que chez les

marcheurs exclusivement terrestres, où les muscles de ces régions

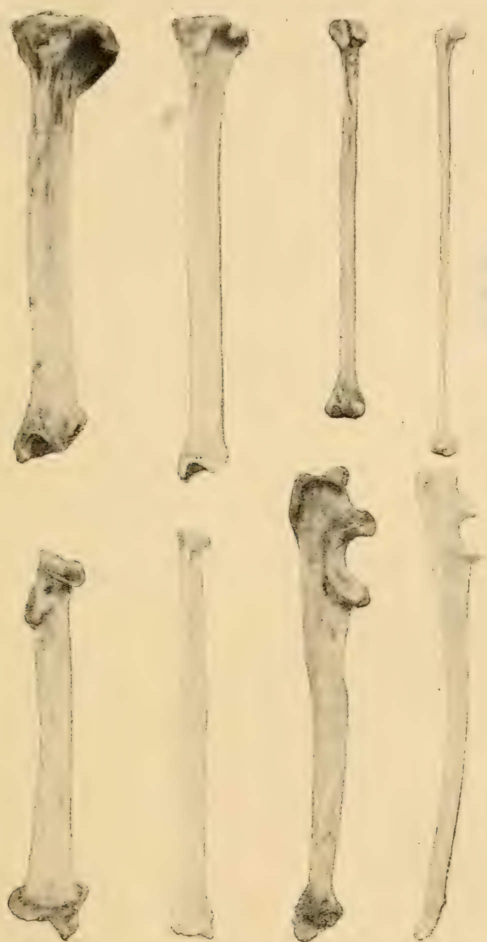


Fig. 10. — Formes comparées des os de la jambe et de l'avant-bras chez le Jaguar et chez le Guépard. (Tibias. Péronés. Radius. Cubitus.)

présentent, surtout chez les Digitigrades, une réduction et une simplification considérable, en rapport avec leur spécialisation

adaptative. La musculature de l'avant-bras et de la main, chez le Jaguar, l'un des plus arboricoles des Félins, comparée à celle qu'on observe chez le Guépard, plus particulièrement adapté à la marche terrestre, présente déjà à ce point de vue des différences remarquables. Ces différences sont plus marquées si l'on choisit comme termes de comparaison un Félidé arboricole, tel que la Panthère ou le Jaguar par exemple, et le Chien qui représente un type d'adaptation encore plus spécialisé que le Guépard pour la marche terrestre.

Chez la Panthère, le Jaguar, et même chez le Chat domestique, les muscles extenseurs des doigts sont au nombre de deux, à peu près égaux en force, l'un superficiel, l'autre profond. Chacun de ces muscles se divise en quatre tendons allant individuellement à chacun des doigts 2, 3, 4, 5. Des anastomoses, variables suivant les individus et reliant les différents tendons, compliquent encore cette disposition qui assure à la fois la force et la mobilité des doigts.

Chez un Guépard disséqué au laboratoire nous avons constaté l'absence du tendon de l'extenseur profond destiné au doigt 2. Cette même absence se constate chez le Chien; et, alors que chez le Guépard les tendons du muscle profond ne sont pas sensiblement plus grêles que ceux du muscle superficiel, ils le sont nettement chez le Chien.

Les muscles radiaux dont nous avons déjà parlé, toujours séparés chez la Panthère et le Jaguar, encore suffisamment individualisés chez le Chat, sont constamment confondus, sauf à leur extrémité distale, chez le Chien.

Sur les autres muscles de l'avant-bras et de la main on constate la même simplification chez les Félidés marcheurs terrestres et la même complexité chez les Félidés qui sont en même temps adaptés à la marche terrestre et à la marche arboricole.

A l'extrémité postérieure le fléchisseur perforé présente, chez les marcheurs arboricoles et non arboricoles, des différences essentielles particulièrement intéressantes à signaler.

Chez les arboricoles comme la Panthère et le Jaguar, nécessairement plus ou moins plantigrades, comme il a été dit plus haut, le muscle perforé se réfléchit presque à angle droit sur le calcanéum ; il se divise en deux muscles, l'un supracalcanéen, qui

correspond au plantaire grêle de l'homme, l'autre infracalcanéen, composé d'un corps musculaire se divisant en tendons destinés aux orteils (fléchisseur superficiel des orteils). Chez les marcheurs terrestres exclusifs, comme le Chien, l'angle de réflexion du tendon perforé étant beaucoup plus ouvert, le corps musculaire infracalcanéen (fléchisseur superficiel des orteils) n'est plus d'aucune utilité, aussi a-t-il disparu faute d'usage, et le perforé se trouve réduit à un corps musculaire unique terminé par un long tendon divisé (1). Le Guépard, quoique étant un Félin, se rapproche du Chien à cet égard.

De ces quelques considérations, il ressort qu'au point de vue musculaire le type marcheur terrestre spécialisé est secondaire par rapport à un type marcheur arboricole synthétique et complexe qui devait sans doute être celui des Mammifères ancestraux.

Dimensions et forme des rayons digités. — Lorsque les Plantigrades de type synthétique évoluent dans le sens de l'adaptation arboricole, leurs extrémités se modifient de façon à pouvoir, et cela sans qu'il y ait préhension véritable, se maintenir plus aisément sur la branche arrondie. Ce but est parfois atteint simplement par l'allongement des doigts ; dans d'autres cas, par l'accroissement des griffes ou le développement d'organes adhésifs.

L'adaptation à la marche sur les branches par le procédé de l'allongement des doigts est nettement réalisée, parmi les Reptiles, chez certains Lacertiens arboricoles.

Si nous comparons, en effet, l'Iguane, reptile éminemment arboricole, à un autre Lézard plus particulièrement marcheur, comme le Varan des sables ou l'Uromastix, nous voyons que les extrémités de ces différents animaux comportent un ensemble de différences importantes.

(1) Chez l'Homme, on observe une disposition du même type que celle du Jaguar et de la Panthère. Mais chez lui l'angle que fait le pied avec la jambe étant un angle droit parfait, l'accolement du tendon intermédiaire au calcanéum est encore plus intime et le perforé se divise en réalité en deux muscles : le plantaire grêle et le court fléchisseur superficiel des orteils.

J'ai observé que chez un Renard l'adhérence accidentelle du tendon du perforé à la pointe du calcanéum était accompagnée de la présence de fibres musculaires représentant un fléchisseur superficiel rudimentaire. La disposition type plantigrade était réalisé. (Voir discussion à ce sujet in R. Anthony n° 1.)

Au point de vue de la longueur relative de leurs doigts, les Lacertiens sont, d'une façon générale, caractérisés par la prédominance du doigt 4, aussi bien à la main qu'au pied. La longueur des doigts internes est, comme c'est la règle, en rapport avec leur éloignement du doigt 4. Quant au doigt 5, il est également plus court que le doigt 4, et le plus souvent n'atteint pas les dimensions du doigt 3. Cette disposition est toujours notablement plus accusée au pied qu'à la main où le doigt 3 est, dans certains cas, l'égal ou peu s'en faut du doigt 4.

Chez les formes désertiques, les doigts sont, d'une façon générale, plus courts que chez les formes arboricoles, et les différences de longueur entre les rayons d'une même extrémité sont peu accusées. Chez les formes nettement arboricoles, au contraire, les doigts sont beaucoup plus longs et leur différence de longueur est extrêmement accusée.

Chez l'*Iguana tuberculata* Laur. (forme très arboricole) et l'*Uromastix Hardwicki* Gray (1) nous avons, pour préciser la comparaison, calculé un indice établi de la façon suivante ;

$$\text{I.} = \frac{\text{Larg. de la main au-dessous du poignet} \times 100.}{\text{Long. du doigt.}}$$

		Indices.	
		Uromastix Hardwicki.	*Iguana tuberculata.*
Main gauche.	Doigt 1	105,8	80,7
	— 2	75,0	55,2
	— 3	60,0	42,0
	— 4	56,2	40,3
	— 5	81,0	60,0
Pied gauche.	Doigt 1	111.1	82.7
	— 2	74.0	60,7
	— 3	57,1	41,3
	— 4	41,6	30,0
	— 5	55,5	47,0

Il est hors de doute que cet allongement des rayons digités est éminemment favorable à l'Iguane pour lui permettre de progresser sur des surfaces arrondies et que la sélection natu-

(1) Bien que peut-être susceptible de pouvoir monter le long des troncs de certains arbres l'*Uromastix* peut être véritablement considéré comme une forme désertique.

relle intervient sans cesse pour perpétuer une disposition morphologique qui présente des rapports aussi étroits avec les conditions d'existence les plus habituelles.

Quelle est l'origine, la cause de cet allongement des rayons digités ? Nous sommes contraints d'avouer que nous l'ignorons.



Fig. 11. — Extrémités antérieures gauches d'*Uromastix Hardwicki* et d'*Iguana tuberculata*.

Pour ce cas, comme pour tous ceux où les facteurs primaires sont difficiles à déceler, invoquer une mutation ne ferait que reculer, sans la trancher, la solution du problème.

Lorsque des marcheurs terrestres digitigrades, déjà hautement spécialisés, s'adaptent à la vie arboricole, ils tendent à perdre leurs caractères d'adaptation à la progression sur le sol, qui est l'allongement des extrémités ; ces dernières alors se raccour-

cissent, et, il est intéressant de faire remarquer que l'adaptation arboricole se réalise, dans ce cas, d'une façon très différente de ce qui se passe dans le cas des Plantigrades précités à adaptation synthétique, puisque leurs rayons digités paraissent s'allonger à mesure que l'adaptation à l'arboricolisme s'accuse.



Fig. 12. — Patte postérieure gauche de Kanguroo.

Un exemple remarquable des modifications que subissent les extrémités en passant de la marche terrestre digitigrade à l'adaptation arboricole est celui qui résulte de la comparaison de l'extrémité postérieure chez les Kanguroos et chez les Dendrolagues.

Le Kanguroo, et nous ne l'envisageons ici qu'au point de vue de ses extrémités postérieures, n'est pas, à vrai dire, un digitigrade exclusif. Au repos il est habituellement plantigrade, mais lorsqu'il veut progresser il se dresse pour sauter sur ses extrémités postérieures à la façon d'un digitigrade.

Par le fait qu'il provient sans aucun doute, ainsi que Dollo (1) semble l'avoir montré, et, nous y insisterons plus loin, d'un type primitivement arboricole préhenseur, son extrémité postérieure affecte une constitution toute spéciale. L'axe de sustentation de la patte passe par le doigt 4, qui, déjà très développé en raison de l'adaptation préexistante, a pris, de ce fait, des dimensions considérables en largeur et en longueur.

Le doigt 5 vient immédiatement après le doigt 4 au point de vue de ses dimensions. Puis viennent les deux doigts 2 et 3, de longueur égale, mais très réduits dans le sens transversal.

(1) Dollo : Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? *Miscellanées biologiques*. Paris, 1899.

Ils sont réunis l'un à l'autre dans le même étui cutané. Le doigt 1 est absent. De la pointe du calcanéum à l'extrémité distale du doigt 4, la patte du Kanguroo présente un aspect très allongé et grêle.

Le Dendrolague n'est pas autre chose, comme l'on sait, qu'un Kanguroo secondairement adapté à la progression sur les branches, et sa patte postérieure se distingue de celle de ce dernier par son aspect court et trapu.



Fig. 13. — Patte postérieure gauche de Dendrolague.

Au point de vue de leur longueur et de leurs dimensions transversales relatives, les rayons digités de cet animal peuvent être placés dans le même ordre que ceux des Kanguroos mais les différences sont beaucoup moins accusées.

En somme, le type Kanguroo, en devenant arboricole, a perdu ses caractères d'adaptation à la locomotion terrestre, l'allongement des rayons digités, pour prendre ceux des marcheurs plantigrades. Nous avons vu plus haut que l'adaptation arboricole se réalise pour un plantigrade, soit par l'allongement des extrémités, soit par la formation d'organes adhésifs, soit enfin par l'accroissement, l'acération et le recourbement des griffes; nous verrons plus loin que c'est ce procédé qui a été mis en usage aussi bien chez le Jaguar dérivé d'un type synthétique moins spécialisé que lui dans l'arboricolisme que chez le Dendrolague. C'est en effet ainsi que cet animal compense, en quelque sorte, le raccourcissement de ses rayons digités.

Chez certains autres arboricoles, l'adaptation à la marche sur les branches se réalise par des modifications spéciales des extrémités phalangiennes. L'une des modifications la plus commune est, comme on l'a vu, l'allongement, le recourbe-

ment et l'acération des griffes. Les Ursidés présentent un excellent exemple de ce processus. Parmi les Rongeurs, les Sciuridés rentrent également dans cette catégorie.

Chez les Félidés, cette disposition présente un perfectionnement considérable. Ces animaux sont en effet doués à la fois d'une locomotion terrestre perfectionnée et d'une locomotion arboricole très marquée. Leurs griffes présentent la particularité d'être rétractiles; lorsqu'ils progressent sur le sol, ils rentrent leurs griffes, évitant ainsi de les user, et ne les sortent que lorsqu'ils veulent déchirer une proie où grimper aux arbres. Le Guépard, qui est, comme le Chien, un marcheur terrestre exclusif, possède, comme ce dernier, des griffes mousses mais non rétractiles, bien qu'elles soient munies d'un appareil rudimentaire de rétraction.

Chez les arboricoles munis de griffes, l'adaptation se réalise encore par l'élargissement et le raccourcissement de l'extrémité (Voir plus haut le cas du Dendrolague).

Le Jaguar, très arboricole, est encore intéressant à comparer à ce point de vue au Guépard, marcheur exclusivement terrestre.

L'extrémité antérieure du Guépard ne comporte que quatre rayons digités (2, 3, 4, 5). Le rayon 1 a disparu faute d'usage, et cette disposition se rencontre également le plus souvent chez les Carnassiers marcheurs exclusifs comme les Canidés.

Chez le Jaguar, au contraire, les doigts sont au nombre de cinq qui, par ordre de décroissance, peuvent se sérier de la façon suivante : 3. 4—2. 5. 1. L'ordre de décroissance est sensiblement le même chez le Guépard (3. 4. 2. 5.). Si l'on établit un indice du rapport de la longueur de la région métatarsienne prise suivant le métatarsien 3 à la largeur de la patte immédiatement au-dessous des têtes métatarsiennes, on obtient les chiffres suivants :

Jaguar	1° En tenant compte du doigt 1..........	75,0
	2° Sans tenir compte du doigt 1..........	65,2
Guépard	....	33,7
Chez un canidé (*Canis lagopus* L.) l'indice tombe à..		31,7

Il résulte de ces chiffres que l'adaptation à la vie arboricole

se traduit chez le Jaguar, non seulement par le développement des griffes, mais aussi par un élargissement considérable de la patte et le raccourcissement des doigts.

Dans d'autres cas enfin, l'adaptation est réalisée par la présence d'organes plus ou moins adhésifs, qui, dans certains cas, ne sont que des épaississements cutanés avec hypertrophie du tissu fibro-adipeux de la région.

Cette disposition se rencontre chez les Batraciens arboricoles, chez certains Geckos parmi les Reptiles, et, parmi les Mammifères, chez les Damans, dont certains sont susceptibles, comme on le sait, de progresser le long des parois très inclinées ou même verticales.



Fig. 14. — Pattes antérieure et postérieure gauches de Daman.

Les Batraciens arboricoles, munis d'organes adhésifs appartiennent tous au groupe des Anoures. Ces animaux ne sont pas des grimpeurs proprement dits mais bien plutôt des animaux adaptés à la marche sur des surfaces horizontales variablement inclinées, sur lesquelles ils ont à se maintenir. C'est ainsi que les Hylidæ, les Hylodes, les Rhacophorus et les Dendrobates marchent sur les feuilles des arbres.

Dans ces conditions ils n'ont besoin, ni d'entourer des surfaces arrondies, ni de posséder des griffes aigues, mais simplement d'adhérer fortement.

Enfin, on peut remarquer aussi que l'adaptation à la vie arboricole retentit sur la forme des os du pied et de la main, qui sont plus arrondis et présentent des différences de surfaces plus considérables chez les arboricoles que chez les marcheurs, ce qui indique une plus grande amplitude de mouvements. En conséquence, les éléments osseux ne paraissent pas généralement

présenter la même tendance à l'ankylose que chez les marcheurs terrestres.

Les Téléostéens marcheurs.

Au point de vue adaptatif, les Poissons téléostéens sont, on le sait, essentiellement des nageurs ; certains même sont parvenus, semble-t-il, dans cette adaptation au terme ultime, comme le Maquereau et le Thon, par exemple. D'autres cependant, dérivant sans aucun doute de formes déjà profondément adaptées à la progression nectonique, et tout en ayant conservé la nage comme mode principal de locomotion, se trouvent actuellement plus ou moins adaptés, d'une façon en quelque sorte

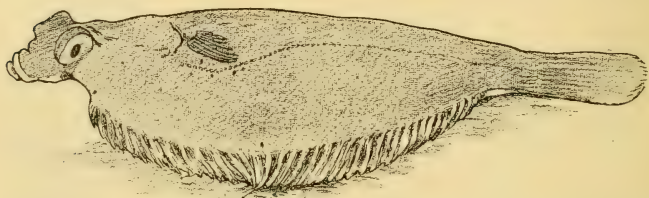


Fig. 15. — Croquis d'une Plie progressant sur le fond d'un aquarium au laboratoire Saint-Vaast-la-Hougue.

complémentaire, à d'autres genres de vie. Certains, comme les Pleuronectes, vivant en pleurothétisme ; certains autres, comme les Callionymes et les Raies, qui eux sont euthéthiques, ainsi que c'est la règle à peu près générale pour les Vertébrés, sont adaptés à l'existence benthonique, voire même à l'enfouissement. Et, il est curieux de remarquer, ainsi que nous avons pu l'observer dans les aquariums du laboratoire de Saint-Vaast-la-Hougue, que les Pleuronectes, la Plie, le Zeugoptère et la Sole par exemple, marchent véritablement sur le fond en se servant des rayons de leurs nageoires dorsale et ventrale *devenues latérales*, tout comme un Myriapode de ses pattes, ou certaines Annélides de leurs parapodes. Le Zeugoptère et la Sole ne sont pas d'ailleurs sans présenter avec l'Aphrodite un certain nombre de points de convergence (Voy. fig. 15).

La Baudroie et les Trigles sont également adaptés à la mar-

che sur le fond, mais cela par des procédés tout différents. Chez la première par exemple, les nageoires ventrales ont subi des modifications curieuses qui les font ressembler à de véritables pieds pentadactyles. Chez les seconds, les deux ou trois rayons antérieurs des nageoires pectorales, devenus libres, sont transformés en des sortes de doigts en crochet très allongés, et qui,



Fig. 16. — Nageoire ventrale de Baudroie (*Lophius piscatorius* L.)

se mouvant individuellement, permettent à l'animal de progresser un peu à la façon des Insectes sur le sol.

Certains Téléostéens même sont adaptés à la vie à l'air libre et à la progression sur le sol.

L'*Anabas scandens* Cuv. Val. est dans ce cas. Grâce à la présence d'un organe respiratoire surajouté aux branchies et situé en arrière et au-dessus d'elles, il peut vivre longtemps hors de l'eau. Ses nageoires ventrales et ses opercules sont munis

d'épines recourbées à l'aide desquelles il peut, non seulement progresser sur le sol, mais encore, dit-on, grimper aux arbres. L'Anabas est cependant peu modifié et conserve, en dépit de son mode de vie spécial, l'aspect et la forme générale d'un Téléostéen nageur.

Un autre type plus intéressant à ce point de vue est le *Periophthalmus Koelreuteri* Bl., de la famille des Gobiidæ. Hickson, qui a pu observer cet animal dans les conditions normales de son existence, aux Célèbes, prétend qu'il peut faire usage de sa queue comme organe respiratoire, en la laissant plonger dans l'eau, pendant qu'il maintient exposées à l'air sa tête et la plus grande partie de son corps (1).

J'ai eu tout récemment l'occasion, grâce à l'amabilité de M. von Reichenau et de Mlle A. Binder, d'observer, à l'aquarium du Muséum d'Histoire naturelle de Mayence et au jardin zoologique de Francfort-sur-le-Mein, des Periophthalmes en captivité. Ces animaux sont, en effet, presque continuellement hors de l'eau, y maintenant seulement parfois l'extrémité de leur queue. Ils sont alors dressés sur leurs nageoires pectorales, se reposant quelquefois aussi sur leurs nageoires ventrales. Fréquemment, ils s'élancent en sautillant à la poursuite des mouches qu'on leur livre comme nourriture.

Placés sur le sol, ils s'y déplacent avec une extraordinaire rapidité. Parfois même ils grimpent sur les racines émergeant de l'eau dans l'aquarium qui les renferme (2).

Le Périophthalmus doit à son genre de vie particulier un certain nombre de caractères remarquables d'adaptation.

Chez les Poissons franchement nageurs, les yeux disposés pour regarder suivant l'axe du corps, ce qui est en rapport avec la position qu'affectent ces animaux dans les conditions ordinaires de leur existence et les nécessités de leur mode de vie, ne font aucune saillie, comme si l'action polissante de l'eau s'opposait à

(1) Hickson : A naturalist in North Célèbes. London, 1889.

(2) Il pourra peut-être paraître étrange à quelques lecteurs de voir traiter ici la question des Periophthalmus. Certains accorderont que c'est bien en réalité un marcheur terrestre, mais ils se refuseront à le considérer comme un véritable arboricole. Effectivement, il est fort possible que le Periophthalmus ne grimpe pas aux arbres, mais l'agilité avec laquelle il se déplace sur les surfaces arrondies des branches et des racines légitime la place que nous lui avons faite ici.

toute dénivellation. L'œil du Periophthalmus, au contraire, est disposé pour regarder en face et en haut, et fait une forte saillie. Cette disposition, plus atténuée, se remarque également chez beaucoup de Poissons benthoniques, qui doivent pour chercher leur proie explorer non seulement l'espace qui se trouve devant eux, mais aussi celui qui se trouve au-dessus, notamment chez les Callionymes et les Pleuronectes, les Plies et les Limandes notamment.

Alors que les yeux des Poissons les plus spécialisés pour la

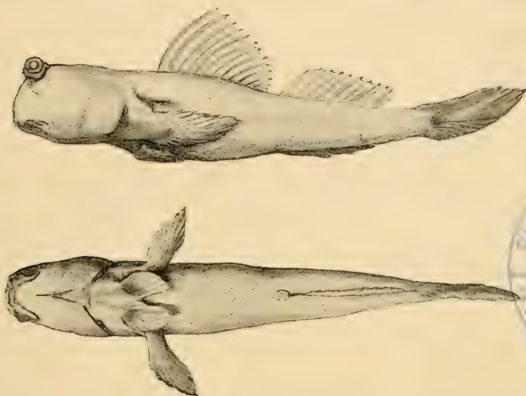


Fig. 17. — *Periophthalmus Kœlreuteri* Bl. Faces ventrale et latérale.

nage sont le plus souvent à peu près immobiles, ceux du Periophthalmus et des Téléostéens benthoniques précédemment cités sont, au contraire, très mobiles et munis d'une musculature qui rappelle davantage par sa complication celle des Vertébrés aériens.

Au lieu de présenter, comme la plupart des autres Poissons benthoniques, un aplatissement vertical (dorso-ventral chez les euthétiques, comme la Raie et le Callionyme, bilatéral chez les Pleuronectes), le Periophthalmus tend à s'élever dans l'espace, caractère peut-être dans une certaine mesure en rapport avec la moindre densité du milieu aérien; il est aplati de droite à gauche, se rapprochant ainsi des Mammifères marcheurs

quadrupèdes terrestres, dont le thorax est aplati d'un côté à l'autre. D'une façon générale, il tend un peu à prendre le facies d'un Batracien, dont il se rapproche d'ailleurs par son attitude.

Ses nageoires pectorales sont également profondément modifiées. Leur partie proximale est rigide, c'est un véritable organe de soutien; leur partie distale seule est molle. Il en résulte, au niveau du point de jonction de ces deux parties de consistance différente, un reploiement, une sorte de coude ou de poignet sur lequel se pose l'animal.

La partie radicale des nageoires pectorales se détache des parois du corps et ces dernières tendent vraiment, de ce fait,



Fig. 18. — Croquis d'un *Periophthalmus Kœlreuteri* Bl. sortant de l'eau.

à prendre l'aspect des membres antérieurs des Vertébrés marcheurs. Grâce à cette disposition, l'animal peut se dresser, laissant un espace vide entre la paroi ventrale de son corps et le sol. De nombreux poissons benthoniques se tiennent d'ailleurs au fond de l'eau d'une façon analogue, et, Budgett (1) et Harrington (2) nous ont fourni d'intéressants détails sur les attitudes de repos du *Polypterus bichir* Geoffr. et du *Polypterus senegalus* Cuv.

Chez les Gobiidæ, les nageoires ventrales, placées très près de la tête, sont souvent coalescentes, et leur ensemble prend l'aspect d'une sorte de ventouse. Cette disposition ne s'observe pas chez le Periophthalmus, où les nageoires ventrales, nettement séparées, courtes et rigides, constituent des organes

(1) *Proceed. Cambridge, Philos. Society*, 1900.
(2) *American naturalist*, 1899, et, *Science*, 1899.

accessoires de soutien. Par contre, la disposition en ventouse des nageoires ventrales caractéristiques des Gobiidæ existe chez une forme voisine du Periophthalmus, le *Boleophthalmus pectinirostris* L., moins profondément adapté par l'ensemble de ses caractères, d'ailleurs, à la vie terrestre.

Enfin les rayons de la nageoire anale et les rayons ventraux de la nageoire caudale sont rigides et courts, comme s'ils se trouvaient usés par le contact permanent avec le substratum. La nageoire caudale présente, de ce fait, l'aspect tout particulier représenté dans la figure 17.

Sur nos côtes, il existe certains Poissons trop peu observés et dont le genre de vie se rapproche beaucoup de celui des Periophthalmus; ils présentent avec eux un certain nombre de caractères remarquables de convergence. Ce sont les Blennies, et particulièrement le *Blennius pholis* L. J'ai étudié les conditions d'existence de ce poisson dans la baie de Douarnenez, à Pentrez, et, sur les côtes de la Manche, à l'île Tatihou. C'est de tous les Poissons téléostéens celui que l'on rencontre au niveau le plus élevé. On le trouve sur les côtes rocheuses, au niveau des *Fucus vesiculosus* L., et même des *Pelvetia canaliculata* Decsn. Thur., avec les *Littorina* et le *Carcinus maenas* Penn; les *Cottus* ont un habitat sensiblement moins élevé.

A Pentrez on rencontre le plus souvent le *Blennius pholis*, au moment de la basse mer, dans des flaques d'eau creusées dans les rochers et situées au niveau des plus hautes marées. Outre ces poissons, les flaques en question contiennent des Oursins (*Paracentrotus lividus* Lm.) des Actinies et des Moules de toutes tailles. Les jeunes Moules constituent d'ailleurs en cet endroit à peu près exlusivement la nourriture des *Blennius pholis*; ils en broient les coquilles à l'aide des fortes dents qu'ils possèdent.

Ces poissons passent une grande partie de leur existence à sec sur les parois rocheuses des flaques, et, lorsqu'on s'approche, on les entend sauter bruyamment dans l'eau.

A Tatihou, on les observe habituellement au moment de la basse mer, soit sous les pierres où ils sont posés à sec, soit parmi les algues sur les parois rocheuses horizontales situées au voisinage immédiat de l'eau.

Dans les aquariums du laboratoire, à certain moments, de

préférence le soir, j'ai pu voir souvent tous les Blennius groupés sur les roches qui émergent et posés dans une attitude très voisine de celle des Periophthalmus. Ils se dressent comme eux sur leur nageoires pectorales. Ils ont d'ailleurs une forme et un facies général qui rappellent le leur, et leurs nageoires pectorales présentent, atténuées, les mêmes dispositions : on constate également la même division en deux parties, l'une molle, l'autre rigide, des rayons, le même décollement de la racine du membre.

Les nageoires ventrales, placées également très près de la tète, sont aussi modifiées de façon à jouer le rôle d'organes de soutien. Elles paraissent même l'être davantage que chez le Perioph-



Fig. 19. — *Blennius pholis* L. posé sur un rocher au bord d'une flaque d'eau.

thalmus. La forme générale du corps rappelle aussi celle des Periophthalmus et l'aspect batrachoïde de ces animaux leur fait d'ailleurs donner, sur certains points des côtes de l'Ouest, le nom de *Crapauds de mer*. L'œil présente à un moindre degré les mêmes caractères d'adaptation que celui des Periophthalmus. Il n'est pas enfin jusqu'à la nageoire dorsale qui ne tende à se diviser chez les Blennius en deux parties (disposition vraisemblablement en rapport avec les mouvements brusques de latéralité que font subir à leur corps les Blennius lorqu'ils sautent à sec sur les rochers) et à reproduire ainsi la disposition de celle du Periophthalmus, qui s'observe également d'ailleurs chez les autres membres de la famille des Gobiidæ.

Les Blennies d'autres espèces, qui sur nos côtes océaniques de France vivent plus loin du niveau des hautes mers, et ne se trouvant que rarement à sec, ne présentent pas au même degré ces caractères d'adaptation à la vie hors de l'eau.

Le *Blennius pholis* constitue un exemple de remarquable

convergence avec le Periophthalmus ; à un moins degré que lui, il est adapté à la vie terrestre. C'est jusqu'à un certain point un Poisson marcheur, et c'est à ce titre qu'il convenait de le mentionner ici, puisque au point de vue adaptatif il forme une transition entre le Periophthalmus et les autres Téléostéens plus complètement adaptés à la progression nectonique.

En résumé, parmi les formes d'adaptation à la marche arboricole, il existe certains types d'adaptation nettement secondaires : certains proviennent évidemment de marcheurs terrestres ayant évolué à un certain moment vers l'arboricolisme ; le Dendrolague, devenu marcheur arboricole après avoir passé par un

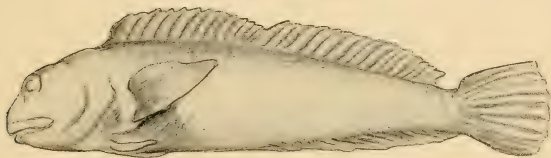


Fig. 20. — Vue latérale d'un *Blennius pholis* L.

stade de marcheur et de sauteur terrestre, et plus anciennement par un stade d'arboricole, est remarquable à ce point de vue ; d'autres, comme le Periophthalmus, marcheur surtout terrestre, mais aussi, peut-on dire dans une certaine mesure, tant soit peu arboricole, dérivent sans aucun doute de formes téléostéennes plus profondément adaptées à la nage. Ces types ont conservé dans leur morphologie la trace évidente de leur adaptation primitive. Le Dendrolague est resté un Kanguroo et le Périophthalmus un Gobius.

Pour certains autres types d'adaptation, comme les marcheurs arboricoles, chez lesquels on ne constate pas encore la présence d'organes de spécialisation, tels que les griffes rétractiles ou les ventouses adhésives des extrémités, il est plus difficile de remonter à l'origine ; ils présentent une apparence tellement synthétique qu'il nous font penser à ce que devaient être les formes synthétiques ancestrales des Vertébrés marcheurs. Peut-être représentent-ils des formes anciennes figées dans leur morpholo-

gie par le fait d'un non-changement des conditions d'existence. Peut-être dérivent-ils, au contraire, de formes ayant déjà subi un léger degré de spécialisation à la marche terrestre. C'est ce que, dans beaucoup de cas, il est difficile de préciser.

PRÉHENSION ARBORICOLE

Ce qui, d'une façon générale, caractérise l'adaptation de l'extrémité à la préhension est la constitution d'une pince réalisée par l'opposabilité d'un certain nombre de doigts aux autres.

Deux cas peuvent se présenter. Dans l'un, le plus fréquent, un seul doigt devient opposable à l'ensemble des autres. A une



Fig. 21. — *Phascolarctus cinereus*. Extrémité antérieure gauche.

exception près, c'est le cas général chez les Mammifères préhenseurs. Il s'observe d'abord à l'extrémité postérieure seule et à un stade rudimentaire chez certains Rongeurs, le Lophiomys par exemple, et peut-être le Pithechirus, animal encore trop mal connu pour qu'on puisse se prononcer catégoriquement à son égard. Il s'observe aussi chez une Chauve-souris insectivore, le Cheiromeles, chez les Marsupiaux arboricoles appelés en raison de ce fait *pédimanes* et chez le plus grand nombre des Oiseaux. Aux deux extrémités l'opposabilité d'un seul doigt

caractérise les Lémuriens, et, les Primates, à l'exception de l'Homme, dont le pied, secondairement adapté à la marche plantigrade terrestre, a perdu les caractères d'une extrémité préhensile, et de certains Singes à pollex atrophié.

Dans l'autre cas, les doigts tendent à se répartir d'une façon à peu près égale de part et d'autre de l'objet saisi. C'est le cas,



Fig. 22. — *Phascolarctus cinereus.* Extrémité postérieure gauche.

parmi les Marsupiaux, du *Phascolarctus cinereus* Goldf., du Caméléon parmi les Reptiles et de quelques Oiseaux qui font exception à la règle générale de leurs classe : les Coucous, les Perroquets, les Pics et les Trogones (hétérodactyles) par exemple.

Il existe donc deux grands types d'arboricoles préhenseurs au point de vue de la morphologie adaptative. Nous allons les étudier succinctement en les envisageant simultanément dans les différentes classes de Vertébrés.

I. Adaptation a la préhension par l'opposition d'un seul doigt.

Lorsque l'adaptation est réalisée par l'opposition d'un seul doigt, ce dernier est toujours en fait le doigt 1. Nous étudierons cependant, à la fin de ce paragraphe, le cas tout particulier d'un Reptile actuel de la famille des Agamidæ se rapprochant du Caméléon par beaucoup de caractères de convergence, et, chez lequel non seulement le doigt 1, mais aussi le doigt 5 paraissent susceptibles de s'opposer individuellement aux autres doigts.

A. — *Constitution de l'extrémité et dimensions relatives des rayons digités.*

Il est évident à priori que, toutes choses égales d'ailleurs, une pince préhensile sera d'autant plus avantageuse qu'elle pourra permettre de saisir un objet et, dans le cas spécial qui nous occupe, une branche plus volumineuse. Cette possibilité est, on le conçoit, directement en rapport avec l'allongement des deux extrémités de la pince, du compas préhenseur.

Lorsque ce dernier est constitué par l'opposition du seul doigt 1 aux autres doigts, il y aurait donc intérêt à ce que ce doigt 1 et celui qui en est le plus éloigné, le doigt 5, soient aussi longs que possible.

L'extrémité préhensile devrait donc présenter à son maximum de spécialisation, chez les pentadactyles, le type morphologique suivant : un doigt 1 très long, constituant la branche interne de la pince et un doigt 5 également très long, constituant sa branche externe ; dans la composition de cette dernière entrent également les doigts 4, 3, 2, qui devraient être d'autant plus courts qu'ils s'éloignent davantage du doigt 5. La pince préhensile ten drait en somme, en fin de compte, à se réduire à deux doigts : 1 et 5.

En réalité ce type n'existe pas, et il ne peut exister en raison du fait suivant :

Les Vertébrés arboricoles préhenseurs dérivent sans aucun doute de types primitifs pentadactyles, marcheurs synthétiques, dont les extrémités présentaient les caractères généraux d'adap-

tation que l'on observe aujourd'hui chez les Mammifères qui possèdent ce même genre de vie.

L'axe de l'extrémité de ces formes ancestrales passait sans doute par le doigt 3 ou entre les doigts 3 et 2. Il en résulte que les extrémités de ces animaux présentaient vraisemblablement le plus habituellement un maximum de longueur par le doigt 3. Venaient ensuite les doigts 4 et 2, sensiblement égaux, puis le doigt 5, et enfin le doigt 1, qui est encore aujourd'hui, chez les marcheurs terrestres synthétiques, habituellement le plus réduit de tous.



Fig. 23. — *Cebus capucinus* L. Extrémités antérieure et postérieure gauches.

C'est donc sur un animal dont l'extrémité était ainsi constituée que se sont vraisemblablement exercés les agents morphogéniques dont l'action devait aboutir à la constitution du type arboricole préhenseur. Le doigt 5 était trop raccourci dans la forme ancestrale pour s'allonger suffisamment et constituer la branche externe de la pince préhensile au moment de l'adaptation à la préhension (irréversibilité de l'évolution). — Dollo.

Le premier stade de l'évolution qui s'est sans doute produite serait représenté par l'opposition du doigt 1.

Cette différenciation une fois acquise, l'évolution a dû s'accomplir à la fois par l'accroissement de longueur des doigts les plus externes, afin d'augmenter les dimensions de la branche externe du compas préhenseur (évolution progressive), et par l'atrophie des doigts internes, inutiles pour la préhension (évolution régressive).

Un début de cette évolution s'observe chez les Singes tels que

les Macaques, les Gorilles et les Chimpanzés, où le doigt 3 restant le plus long à la main comme au pied, le doigt 4 se trouve toujours être plus allongé que le doigt 2. L'Homme lui-même, dont l'origine arboricole et les rapports de parenté collatérale avec les Singes sont incontestables, présente également à la main ce caractère. Chez les Macaques, par exemple, les doigts de la branche externe de la pince, à la main comme au pied, peuvent être énumérés dans l'ordre suivant de longueur décroissante :

Doigt 3
Doigt 4
Doigt 2
Doigt 5



Fig. 24. — *Macacus cynomolgus* L. Extrémités antérieure et postérieure gauches.

La même formule s'applique à la main humaine.

Dans le pied des Marsupiaux arboricoles, l'adaptation à la vie dans les arbres est déjà beaucoup plus marquée que chez les Singes. Les Sarigues, qui, bien que déjà pédimanes, semblent être à la fois les plus primitifs et les plus synthétiques des Marsupiaux, présentent toujours à l'extrémité postérieure une prédominance du doigt 4. L'ordre de longueur décroissante des doigts de la branche externe de la pince est pour la Sarigue de Virginie le suivant :

Doigts 3 et 4
Doigt 2
Doigt 5

Chez le *Didelphys elegans* Waterh. nous avons la formule suivante qui indique une spécialisation adaptative plus avancée :

Doigt 4
Doigt 3
Doigt 2
Doigt 5

Chez un Phalanger (*Phalanger celebensis* Gray, *prehensilis*), l'ordre décroissant des doigts est le suivant :

Doigt 4
Doigt 5
Doigt 3
Doigt 2

Cette formule accuse un stade évolutif beaucoup plus avancé encore que le précédent, puisqu'elle exprime un dépassement de longueur des doigts 4 et 5 sur les doigts 3 et 2.

Si le doigt 5 n'atteint pas les dimensions du doigt 4, cela tient évidemment, comme nous l'avons dit, au raccourcissement considérable qu'il présentait sans doute chez la forme ancestrale par le fait d'une adaptation plus franchement terrestre ; et si le doigt 2 est plus raccourci que le doigt 3, cela tient à son plus grand éloignement du bord externe de la main, ainsi que nous l'avons également expliqué plus haut.

L'extrémité postérieure du Phascolarctus représentée à la figure 22 présente à ce point de vue une disposition à peu près analogue.

La régression dans le sens de la longueur des doigts 3 et 2 s'accompagne, chez les Phalangers, d'une régression également considérable dans le sens des dimensions transversales et d'une syndactylie tégumentaire constante.

A un Primate archaïque, le Tarsier, et à un Batracien arboricole, la *Phyllomedusa Burmeisteri* Blgr., dont le 1er doigt paraît être susceptible d'un certain degré d'opposition, on peut appliquer la même formule qu'aux Phalangers. L'extrémité postérieure de ces animaux se rapproche en somme beaucoup du type parfait et hypothétique que nous avons supposé au début de ce chapitre; elle n'en diffère que par un moindre allongement du doigt 5.

Le processus régressif qui frappe chez les Phalangers les doigts 2 et 3 et qui est déjà très marqué s'accuse également d'une façon très nette, quoique à un degré moindre, chez certains Primates, dans une espèce de Gibbon, le Siamang, où ils sont incomplètement soudés. Enfin, dans certains types de Lémuriens très spécialisés ils arrivent à presque totalement disparaître ; c'est le cas de l'*Arctocebus* (*Perodicticus*) *calabarensis* Smith, dont la main est réduite aux trois doigts 1, 4, 5, seuls fonctionnels ; le premier forme la branche interne du compas préhenseur, les deux autres forment sa branche externe, et, les doigts 2 et 3 sont très réduits ; le doigt 2 même n'est plus représenté que par un petit tubercule résiduel.

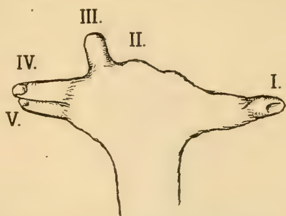


Fig. 25. — Extrémité antérieure droite du *Perodicticus calabarensis* (d'après Huxley).

C'est là, nous semble-t-il, dans l'état actuel de nos connaissances, et au point de vue des caractères qui nous occupent, le stade le plus avancé de l'adaptation à la préhension arboricole chez les Mammifères (1).

Dans le chapitre suivant, qui traitera de l'adaptation arboricole par suspension, nous examinerons le cas de certains Primates chez lesquels le pouce est entré en régression.

Chez la plupart des Oiseaux, la morphologie de l'extrémité postérieure obéit aux mêmes lois. Provenant, si l'on en croit Nopcsa, d'un type marcheur et sauteur, où le doigt 3 était le plus allongé, ces animaux possèdent une pince préhensile dont une branche est constituée par le doigt 1, l'autre par les doigts 2, 3, 4, le doigt 5 ayant depuis longtemps complètement disparu. Un Dinosaurien orthopode, l'*Hypsilophodon Foxi* Huxley à membre postérieur préhensile, présentait à cet égard la même disposition que les Oiseaux actuels.

Dans le plus grand nombre des cas, l'adaptation n'ayant encore pas atteint un degré de spécialisation avancé, l'ordre décrois-

(1) Voir, au sujet de l'extrémité postérieure des Marsupiaux arboricoles, L. Dollo : Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles ? *Miscellanées biologiques*. Paris, 1899.

sant des doigts formant la branche externe de la pince est le suivant :

Doigt 3
Doigt 4
Doigt 2

Chez certains types cependant, le Cormoran par exemple, arboricole quoique palmipède et nageur, l'évolution s'est poursuivie suivant le même processus que chez les Mammifères; le doigt 4 est devenu le plus long. Sa formule est la suivante :



Fig. 26. — Extrémité postérieure gauche de Cormoran.

Doigt 4
Doigt 3
Doigt 2

Le doigt 1 réuni par une palmature au doigt 2, disposition exceptionnelle, viendrait ensuite au point de vue de la longueur.

Les autres Palmipèdes non percheurs, comme les Anatidæ et les Laridæ, présentent constamment, au contraire, la prédominance du doigt 3, disposition en rapport avec la marche.

Enfin, certains Oiseaux du groupe des Coraciiformes présentent, comme les Phalangeridæ et l'*Arctocebus calabarensis*, la régression du doigt intermédiaire (doigt 2); elle s'accompagne de la syndactylie des doigts 3 et 4.

Chez le *Lophoceros melanoleucus* par exemple, le doigt 2 est d'une longueur à peu près normale, mais les doigts 3, 4 présentent déjà un début de syndactylie. Chez le Momotus, le doigt 2 est déjà plus court et la syndactylie de doigts 3 et 4 plus étendue. Ces caractères s'accentuent encore chez l'Halcyon. Chez le *Ceyx solitaria* enfin le doigt 2 a complètement disparu et l'ensemble formé par les doigts 3 et 4, partiellement unis dans une même gaine cutanée, ne dépasse que légèrement par son volume, le doigt 1 constituant à lui seul le mors interne de la pince préhensile.

B. — Modifications des extrémités des doigts.

Les deux principales modifications morphologiques que subissent les extrémités des doigts en réalisant l'adaptation à la préhension arboricole intéressent d'une part les griffes, d'autre part la forme même des doigts.

Les marcheurs synthétiques d'aujourd'hui, par lesquels nous



Fig. 27. — Extrémité postérieure gauche de *Lophoceros melanoleucus* Licht., × 2.



Fig. 28. — Extrémité postérieure gauche de *Momotus momota* L., × 2.

pouvons nous faire une idée des marcheurs synthétiques ancestraux dont paraissent avoir dérivé les arboricoles, présentent à la phalange unguéale de chaque doigt de petites griffes étroites et courbées, moyennement développées, comme permet de s'en rendre compte l'examen des extrémités du Gymnure de Raffles, insectivore actuel dont l'adaptation paraît pouvoir nous donner une idée approximative de celle qui caractérisa vraisemblablement les marcheurs synthétiques ancestraux. L'une des

principales conséquences de l'adaptation à la préhension arboricole chez les Mammifères est de transformer ces griffes en ongles plats.

Chez le Lophiomys, qui représente, comme il a été dit, un début d'adaptation à la préhension arboricole, les griffes n'ont encore subi aucune transformation. Il en est de même du Cheiromeles, Chauve-souris dont le pied d'un type morphologique très particulier possède, comme l'on sait, un hallux opposable. Mais chez les Sarigues, la plupart des Phalangers, les Cheiro-



Fig. 29. — Extrémité postérieure gauche d'*Halcyon smyrnensis* L., × 2.



Fig. 30. — Extrémité postérieure gauche de *Ceyx solitaria* Zem., × 3.

mys et enfin chez les Hapales, qui sont au point de vue de leurs extrémités les moins spécialisés des Primates, puisque leur pied est seul adapté à la préhension, la griffe de l'hallux, formant à lui seul une des branches de la pince préhensile, est transformée en ongle plat. Chez un Phalanger très spécial, le Tarsipes, et également chez le Tarsier, les griffes des doigts 4 et 5 ont également subi la même transformation. Chez les Lémuriens les plus évolués il en est de même pour celles des doigts 3, 4, 5, et le doigt 2 du pied, qui n'entre en somme que très peu dans la constitution de la branche externe de la pince, reste seul muni d'une griffe véritable.

Chez les Singes enfin, à l'exception des Halapidæ, et chez l'Homme, tous les doigts sont munis d'ongles plats.

Il résulte en somme de ceci qu'une des conséquences les plus importantes de l'adaptation à la préhension arboricole est, chez les Mammifères, la transformation des griffes en ongles plats, cette transformation commençant par intéresser tout d'abord les doigts qui entrent le plus directement dans la constitution de la pince.

Chez les Oiseaux, au contraire, et cela est probablement en



Fig. 31. — Extrémités antérieure et postérieure gauches de *Lemur mongos* L.

rapport avec ce fait que la position perchée nécessite pour se maintenir des efforts particuliers, l'adaptation arboricole comporte des griffes plus puissantes que la marche terrestre. Tous les Oiseaux percheurs ont des griffes longues et recourbées, alors que, à mesure que l'Oiseau se spécialise pour la marche terrestre, ses griffes semblent se raccourcir. Les marcheurs exclusifs, comme l'Autruche, présentent même, on le sait, des modifications voisines de celles qui caractérisent les Ongulés parmi les Mammifères.

Une autre conséquence également importante de l'adaptation à la préhension arboricole est l'élargissement des doigts. On conçoit combien une telle disposition, qui à la fois augmente la surface en contact et assure l'adhésion, est favorable à ce genre de vie. Chez le Tarsipes, le Tarsier et un Batracien arboricole la *Phyllomedusa Burmeisteri*, les extrémités de tous les doigts ont subi au maximum cette transformation.

Chez les Lemurs, au contraire, les doigts du pied présentent seuls cette modification, et, le doigt 1 s'est élargi dans son ensemble, de façon à tendre à égaliser en quelque sorte par sa surface l'ensemble des autres doigts qui constituent la branche externe du compas préhenseur. Les Indrisinés, et en particulier les Indris, présentent un développement remarquable de ce caractère. Chez les Oiseaux, on peut d'ailleurs constater, du Lophoceros au Ceyx, son développement progressif.

Le terme ultime de l'adaptation de l'extrémité à la préhension arboricole chez les Mammifères se verrait, en fin de compte, représenté par un type où les doigts 1 et 5 seraient très allongés et élargis, les doigts 2, 3 et 4 d'autant plus réduits qu'ils s'éloigneraient davantage du doigt 5, et, où toutes les griffes restantes (celles des doigts 2, 3 et 4 tendant à disparaître) seraient transformées en ongles plats.

Parmi les autres modifications qu'entraîne parfois l'adaptation à la préhension arboricole il convient de citer enfin l'allongement des rayons digités, qui atteint son maximum chez le Cheiromys parmi les Lémuriens et est déjà très accentuée chez le Gibbon et surtout chez l'Orang, parmi les Singes anthropoïdes. Ces derniers, et plus particulièrement l'Orang, sont des arboricoles préhenseurs extrêmement spécialisés. Si la plupart des Singes inférieurs recourent encore assez souvent à la marche terrestre, les Anthropoïdes, et en particulier l'Orang, vivent à peu près continuellement dans les arbres, où ils progressent à l'aide de leurs membres antérieurs, se servant surtout de leurs membres postérieurs pour saisir les objets. Les modifications adaptatives, déjà visibles chez les Singes inférieurs, atteignent chez eux leur maximum : outre l'allongement des rayons digités,

on observe à leurs extrémités l'augmentation des surfaces articulaires des os du carpe et du tarse, impliquant une plus grande liberté et une plus grande amplitude de mouvements, et l'abrasion de leurs arêtes si nettes et si tranchantes chez les marcheurs terrestres.

Signalons enfin que les Orangs présentent une incurvation des phalanges beaucoup plus marquée que les Singes inférieurs, disposition en rapport avec la section arrondie des branches.

C. — Le cas spécial du Lyriocephalus.

Chez ce Reptile, qui, comme nous l'avons dit plus haut, présente de remarquables caractères de convergence avec les Caméléons, non seulement le doigt 1 mais encore le doigt 5, à l'extrémité postérieure, paraît opposable aux autres doigts. Chez lui, la formule de longueur relative des rayons digités est la suivante :

Doigt 4.
Doigt 3.
Doigt 2.
Doigt 5 (opposable).
Doigt 1 (opposable).

Le caractère morphologique le plus remarquable de l'extrémité postérieure de cet animal est l'insertion très proximale du doigt 5 par rapport au doigt 4. Il convient de remarquer qu'une tendance à cette disposition se manifeste déjà chez certains Sauriens, notamment des Iguanidés (*Iguana* et *Basiliscus* par exemple). Chez ces derniers, le doigt 5 tend déjà à prendre une direction manifestement postérieure, ce qui constitue un avantage au point de vue de la station sur la surface arrondie des branches ; mais il ne paraît devenir véritablement opposable que chez le Lyriocephalus.

II. — ADAPTATION A LA PRÉHENSION PAR L'OPPOSITION DE PLUSIEURS DOIGTS.

Chez certains animaux préhenseurs, le nombre des doigts constituant chacune des branches de la pince tend à s'égaliser de part et d'autre de l'objet saisi et les deux branches de la

pince tendent également à devenir égales l'une à l'autre, tant au point de vue de la longueur des doigts qu'à celui de leurs dimensions transversales.

Ce résultat peut s'obtenir, chez les Vertébrés à doigt 1 opposable, par la régression des doigts intermédiaires accompagnée de l'augmentation de volume des doigts extrêmes. Nous en avons plus haut des exemples chez l'*Arctocebus calabarensis* et le *Ceyx solitaria*.



Fig. 32. — Extrémité postérieure gauche de *Lyriocephalus scutatus* L.

Mais dans d'autres cas, le même résultat s'obtient sans que les doigts intermédiaires entrent en régression ; plusieurs doigts consécutifs deviennent opposables.

Cette disposition est exceptionnelle dans tous les groupes.

Chez les Mammifères elle n'existe nettement qu'à la main du Phascolarctus (Voy. fig. 21).

Pour comprendre les modifications qui se rattachent à ce mode spécial d'adaptation à la préhension, il convient de se reporter au type le plus primitif des Marsupiaux, qui est celui réalisé actuellement par les Didelphys.

Chez la Sarigue, la main est adaptée à la marche terrestre et arboricole, et c'est à peine si le pouce présente quelques tendances à l'opposabilité. La main de la Sarigue est constituée sur le type E (Voy. p. 151), c'est-à-dire que le doigt le plus développé est le doigt 3. De part et d'autre de ce doigt 3, les doigts 2 et 4 sont à peu près également réduits. Le doigt 5 et plus encore le doigt 1 sont les plus réduits.

Chez les Phalangers arboricoles, on commence à percevoir un début de la disposition qui caractérise le Phascolarctus : les doigts 1 et 2 commencent parfois à se détacher des autres et tendent à s'opposer aux doigts 3, 4 et 5. La conséquence de ce nouvel état de choses est une réduction du doigt 2, qui tend à se rapprocher, sous le rapport de la longueur, du doigt 1.

Par contre, le doigt 4 s'allonge et dépasse légèrement le doigt 2.

Chez le Phascolarctus enfin, les doigts 1 et 2 se rapprochent encore davantage d'une égalisation parfaite et le doigt 4 s'allonge considérablement, donnant ainsi à la pince son maximum d'extension.

L'opposabilité des doigts 1 et 2 par rapport aux autres est si nette chez le Phascolarctus qu'on constate même, jusqu'à un certain point, l'existence de deux éminences thenar, l'une correspondant au pouce, l'autre à l'index.

Chez l'Homme, les Singes et les Lémuriens, les interosseux palmaires se modifient pour donner des fibres à direction trans-



Fig. 33. — Extrémités antérieure et postérieure gauches du Caméléon.

versale en s'adaptant à l'opposabilité du pouce. Le même processus s'observe également chez chez le Phascolarctus, où les interosseux modifiés paraissent tendre à se disposer suivant un mode en rapport avec l'opposition de deux doigts.

Parmi les Reptiles on constate chez le Caméléon la même disposition : à la main, la branche interne de la pince est constituée par les trois premiers doigts et la branche externe par les deux derniers; dans chaque branche de la pince les doigts, devenus sensiblement égaux, sont contenus dans la même gaine cutanée; au pied la disposition est inverse : la branche interne est constituée par les deux premiers doigts et la branche externe par les trois derniers.

Comme il a été dit au début de ce chapitre, cette disposition se rencontre également à titre exceptionnel chez les Oiseaux.

Deux cas sont à considérer : celui des Zygodactyles et celui des Hétérodactyles.

Sont appelés Zygodactyles ceux chez lesquels l'un des mors de la pince étant constitué par les doigts 2 et 3, l'autre est formé par les doigts 1 et 4. Ce cas est celui des Coucous, des



Fig. 34. — Passage chez les Oiseaux de l'extrémité postérieure à hallux seul opposable à l'extrémité postérieure zygodactyle. En haut : Poule orpington et *Falco Feldegii* Schl. En bas : Effraye et Perroquet.

Perroquets et des Pics. Entre les Zygodactyles et les Oiseaux du type habituel chez lesquels l'hallux seul s'oppose aux autres doigts, une transition est ménagée par les Rapaces nocturnes et le Pandion, dont le quatrième doigt, réversible, peut se grouper tantôt avec les doigts 2 et 3, tantôt avec le doigt 1.

Chez les Trogons hétérodactyles, l'un des mors de la pince

étant constitué par les doigts 1 et 2, l'autre est formé par les doigts 3 et 4.

Les *Colius* présentent un perfectionnement de l'appareil préhenseur puisqu'ils peuvent à volonté tourner en avant leur premier doigt et leur quatrième en arrière. Ils peuvent, en raison de cette faculté, se comporter au point de vue de l'attitude d'une façon tout à fait analogue à celle des Mammifères arboricoles suspendus dont il sera question dans le chapitre suivant.

Citons enfin, à propos des Oiseaux, le cas de certains Cypsélidés dont, au moment de la station, tous les doigts peuvent se porter en avant. Très spécialisés pour ce vol, ces animaux ne sont pas véritablement des arboricoles préhenseurs ; ils ne peuvent guère non plus être considérés comme des arboricoles marcheurs. On sait d'autre part que les Engoulevents (Caprimulgus), au lieu de se tenir comme les autres Oiseaux transversalement par rapport à la branche, se disposent suivant son axe longitudinal. Faisons d'ailleurs remarquer à ce propos que, parmi les Mammifères, les arboricoles préhenseurs très évolués, comme le sont par exemple les Singes anthropoïdes, présentent, lorsqu'ils se suspendent par leurs mains aux branches (ce qui est leur attitude habituelle, les pieds leur servant alors pour saisir les objets), la même orientation que les Oiseaux percheurs préhenseurs, alors que les Mammifères quadrupèdes arboricoles, s'orientent généralement par rapport aux branches comme le font les Engoulevents.

III. — Adaptation du système musculaire a la préhension.

La musculature des extrémités, chez les préhenseurs, est caractérisée par la liberté en quelque sorte des muscles et l'apparition à la main de faisceaux musculaires transversaux, provenant probablement des interosseux palmaires modifiés (muscles moteurs du pouce et de l'hallux), destinés à rapprocher ou à écarter les branches de la pince préhensile. La main du Chimpanzé pourrait être prise comme type de la description de la morphologie musculaire de l'extrémité du type préhenseur et

utilement comparée à celle d'un arboricole marcheur. Ces détails morphologiques sont trop connus pour qu'il soit utile d'y insister ici.

Les caractères du thorax (squelette et musculature), chez les Mammifères préhenseurs, à mouvements nécessairement complexes du membre antérieur, ont été suffisamment exposés au premier chapitre pour qu'il faille y revenir ici.

Les caractères spéciaux que présentent à cet égard les Mammifères arboricoles préhenseurs sont plutôt en rapport avec la liberté du membre antérieur, quelles que soient le raisons qui aient déterminé cette liberté, qu'avec le mod particulier d'adaptation de la main.

IV. — Les caractères d'adaptation au saut chez les arboricoles préhenseurs.

Certains arboricoles préhenseurs, tout en conservant les caractères de leur adaptation fondamentale, se sont secondairement adaptés au saut. On sait que sous l'influence de ce mode de vie la jambe et la partie distale de l'extrémité postérieure prennent un allongement considérable. Chez le Kanguroo et la Gerboise cet allongement, en ce qui concerne l'extrémité, porte sur les métatarsiens. Chez la Grenouille, au contraire, ce sont les os du tarse qui s'allongent. Chez les arboricoles sauteurs il en est de même. Le Galago et plus encore le Tarsier ont en effet un calcanéum et un scaphoïde d'une longueur démesurée. Une ébauche de cette disposition spéciale se constate déjà chez le Cheirogale et le Microcèbes.

Le Tarsier, particulièrement évolué en ce sens, se distingue encore à ce point de vue par la réduction du péroné et sa confusion avec le tibia dans la partie inférieure de la jambe, disposition véritablement étrange chez un Primate, surtout lorsque l'on songe qu'elle est le signe d'une spécialisation extrême et que d'autre part, à beaucoup d'égards, le Tarsier, qui n'est point un Lémurien, présente un ensemble de caractères véritablement primitifs par rapport aux Singes. Chez les Galagoginæ, on constate une tendance à l'établissement de cette disposition.

SUSPENSION ARBORICOLE

De toutes les adaptations arboricoles celle qui se réalise par la suspension parait être la plus parfaite ; elle est, en tout cas, la plus exclusive, et ce sont les arboricoles suspendus qui semblent réaliser le terme ultime de l'adaptation à la vie dans les arbres.

Les arboricoles les moins spécialisés seraient évidemment, comme nous l'avons dit, les marcheurs ; viendraient ensuite les préhenseurs, et enfin les suspendus.

Les premiers sont, comme on l'a vu, tout aussi aptes à progresser sur le sol que dans les branches. Les seconds, bien que vivant surtout dans les arbres, sont encore capables de locomotion terrestre et certains, comme les Cynocéphales parmi les Singes, tendraient même à s'y réadapter ; quant aux derniers, ils sont, de par la constitution même de leurs organes locomoteurs, étroitement adaptés à l'arboricolisme et dans l'impossibilité absolue de progresser, normalement du moins, sur le sol, ne pouvant s'y déplacer que par le simple jeu de leurs muscles et n'effectuant que des mouvements maladroits, quelquefois même incohérents.

Comme nous l'avons déjà dit, il ne faudrait évidemment point conclure que les arboricoles suspendus dérivent des marcheurs par l'intermédiaire des formes préhensiles. Il semblerait même, au contraire, et ceci notamment s'applique d'une façon particulière aux Paresseux, qu'ils dérivent le plus souvent directement de marcheurs synthétiques plus ou moins arboricoles, desquels dériveraient également les préhenseurs, dont ils semblent par conséquent devoir être les collatéraux plutôt que les descendants.

Certaines réserves paraissent toutefois devoir être faites en ce qui concerne les Cheiroptères, et, nous allons voir, dans un paragraphe en quelque sorte préliminaire, que l'extrémité antérieure de certains Singes arboricoles préhenseurs tend actuellement à se transformer en une extrémité suspensile. Si cette évolution se poursuit, il en résultera évidemment des arboricoles suspendus provenant d'un type préhenseur.

1° SINGES A POUCES RUDIMENTAIRES OU ABSENTS PRÉSENTANT UNE TENDANCE A L'ADAPTATION A LA SUSPENSION ARBORICOLE.

Si la plupart des Singes possèdent aussi bien à la main qu'au pied un pouce bien développé et permettant une préhen-



Fig. 35. — Extrémités antérieure et postérieure gauches de *Colobus guereza* Rüpp.

sion véritable, certaines espèces présentent au membre antérieur un certain degré de réduction ou même la suppression de cet organe, ce qui tend à transformer ces animaux originellement préhenseurs en arboricoles suspendus.

Cette évolution régressive s'est poursuivie parallèlement dans les deux mondes; chez les Catarhiniens d'une part, et chez les Platyrhiniens de l'autre.

Lorsque, parmi les Singes du premier groupe, on examine les Macaques, les Cercopithèques, des Anthropoïdes, comme le Gorille ou le Chimpanzé par exemple, on se rend compte que leur pouce et leur hallux sont bien développés et s'opposent très nettement aux autres doigts.

Mais déjà chez les Semnopithèques et les Orangs le pouce



Fig. 36. — Extrémités antérieure et postérieure gauches d'*Atèles*.

est beaucoup plus réduit, et on conçoit mal qu'il puisse jouer dans la préhension un rôle parfait ou même suffisant. Lorsqu'ils saisissent une branche, ces animaux disposent en effet, d'une façon particulièrement fréquente, leurs cinq doigts parallèlement du même côté de l'objet saisi.

Enfin chez les Colobes le premier doigt de l'extrémité antérieure a disparu et la main fonctionne alors à la façon d'un

véritable crochet, les quatres doigts se disposant du même côté de la branche qu'ils entourent.

J'ai même remarqué sur un exemplaire de Colobe guereza, récemment mort à la Ménagerie du Muséum, une particularité qui est le début d'une disposition anatomique extrêmement spéciale que nous verrons plus loin caractériser des arboricoles suspendus très évolués, les Paresseux : lorsque l'avant-bras est en flexion sur le bras, les doigts de la main sont capables de mouvements de flexion et d'extension. Mais lorsque le membre s'étend, les doigts, par le fait même de la position des attaches musculaires, se replient dans l'intérieur de la main sans que les muscles extenseurs puissent leur permettre de s'étendre.

Parmi les Singes du Nouveau monde, dont la queue est le plus souvent préhensile et vient accessoirement compléter l'appareil de préhension constitué par les extrémités, on peut parfois constater le même processus régressif du premier doigt (*Atèles*) ; et la queue peut être considérée, dans ce cas, comme suppléant dans une certaine mesure la main dans le rôle préhenseur qu'elle a en partie perdu.

2° ARBORICOLES SUSPENDUS PROPREMENT DITS

On peut comprendre dans ce paragraphe les Bradypes, les Galéopithèques et les Chauves-souris.

Les premiers sont des arboricoles suspendus exclusifs.

Les seconds présentent, outre leur adaptation arboricole, un début d'adaptation à la locomotion aérienne, qui s'accentue considérablement chez les troisièmes pour en faire des types à adaptation véritablement dualistique.

I. — CONSIDÉRATIONS ÉTHOLOGIQUES

α. *Paresseux*. — Répandus dans les forêts du nouveau continent depuis l'Amérique centrale jusqu'au sud de la Bolivie et du Brésil, les Paresseux, qui doivent être rapportés à trois genres bien différents (*Cholœpus* ou Unau. — *Hemibradypus* (*Scæopus*),

ou Paresseux à collier (1). — *Bradypus* ou Aï) mènent une vie qui peut être qualifiée d'éminemment arboricole.

D'après les observations récentes des auteurs, certains types de Paresseux semblent habiter de préférence le *Cecropia peltata*, arbre de la famille des Urticacées, auquel les nègres de la Guyane donnent le nom de Bois canon, en raison de son bois fistuleux. C'est là du moins le résultat des observation faites par le regretté M. Geay, voyageur du Muséum d'histoire naturelle, et par Mme Geay. C'est aussi celui des constatations de M. le colonel Bonifacy à la Guyane (2), qui a bien voulu me communiquer les notes qu'il a prises à ce sujet.

Rien ne paraît prouver, au surplus, que ces animaux habitent exclusivement le Cecropia peltata.

Dans les arbres où on les trouve, les Paresseux se maintiennent accrochés par leurs longues griffes repliées sur leur paume ou sur leur plante d'une façon presque absolument permanente.

Dans l'étude de la locomotion des Paresseux il y a à envisager d'abord leur ascension le long des troncs verticaux et des branches verticales et ensuite leur progression le long des branches plus ou moins obliques et horizontales. Cette dernière est évidemment de beaucoup la plus importante par ce simple fait que, dans tous les arbres, la plupart des branches sont nécessairement plus ou moins obliques ; ce doit être d'ailleurs dans la région feuillue de l'arbre, là où les branches sont nécessairement obliques et souvent horizontales, que doit se tenir le

(1) Cet animal, dont je crois être le premier à avoir fait connaître en détail les grandes lignes de la morphologie, présente des particularités qui pourraient peut-être faire supposer qu'il est un hybride d'Aï et d'Unau. Certaines raisons paraissent cependant s'opposer à cette interprétation. Dans tous les cas, il me paraît hors de doute que l'exposé des caractères de son seul squelette que j'ai fait dans mon mémoire de 1908 paru dans ce même journal montre bien que le Paresseux à collier ne peut se confondre ni avec l'Unau, ni avec l'Aï, en dépit des assertions d'un auteur mal informé. Tel fut d'ailleurs jadis l'avis de Gray et de Peters dont les matériaux d'étude étaient cependant bien loin d'être complets ; tel fut aussi celui de Poche, 1908, après mes premières notes. Il semble bien que M. Menegaux soit seul de son avis lorsqu'il dit (*C. R. Acad. Sc.*, 12 octobre 1908) : « *Bradypus torquatus* Illig est une espèce qu'il est impossible anatomiquement de séparer du genre *Bradypus.* »

(2) Ce dernier a bien voulu me communiquer dans une lettre privée divers renseignements relatifs à l'éthologie des Paresseux.

plus ordinairement l'animal pour y trouver sa nourriture, de composition exclusivement végétale.

Au surplus, de même qu'entre les rameaux verticaux et les rameaux horizontaux on peut trouver, en passant par des branches de plus en plus obliques, tous les intermédiaires, de même, de la locomotion le long des rameaux verticaux, il y a un passage insensible à celle le long des branches horizontales.

Nous allons d'abord dire quelques mots de la progression des Paresseux le long des troncs verticaux, c'est-à-dire du grimpement proprement dit, pour passer ensuite à la progression le long des branches obliques et horizontales, qui est celle qu'affectent nécessairement et le plus souvent les animaux qui nous occupent.

Les photographies de M. Geay et toutes celles d'ailleurs qui représentent ces animaux montant le long des troncs verticaux des arbres nous les montrent accolés auxdits troncs, les entourant à la fois de leurs membres antérieurs et de leurs membres postérieurs. On ignore la façon exacte dont ils cheminent dans ces conditions, mais tout tend à prouver qu'ils doivent le faire d'une façon très semblable à celle qu'ils adoptent sur les branches obliques et horizontales, affectant un mode de locomotion diagonale d'autant plus lent qu'ils ont, dans ce cas, à lutter, pour s'élever, contre l'action de la pesanteur. Dans ces conditions, leurs membres antérieurs et postérieurs doivent donner le maximum de leur action effective, les premiers attirant le poids du corps, les seconds le propulsant en avant, c'est-à-dire en haut. L'effort le plus considérable semble être, dans ce cas, fourni par les membres antérieurs.

Si nous passons d'un tronc vertical à un tronc s'inclinant de plus en plus, nous nous rendons compte, et j'ai fait cette expérience en 1906 (1) sur un Paresseux (*Cholœpus*) vivant à la Ménagerie du Muséum, qu'en penchant de plus en plus la branche l'animal passe insensiblement de la position précédente à une position renversée qui est son attitude normale de progression.

Le Paresseux est alors suspendu par ses quatre membres, le dos tourné vers le sol.

(1) Voy. R. Anthony, nos 21, 25, 28.

Une étude analytique, basée sur les observations de Muybridge (1) et les miennes propres, de leur mode de progression dans cette attitude m'a permis de me rendre compte que ces animaux paraissent affecter d'une manière constante une allure nettement diagonale, une sorte de trot lent légèrement décousu dans lequel l'animal ne perdrait jamais contact avec la branche le long de laquelle il progresse et dans lequel,

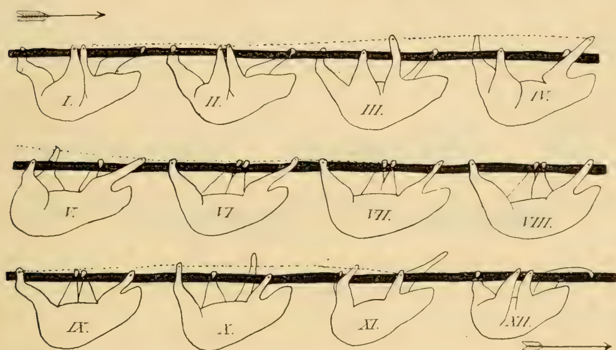


Fig. 37. — Succession des diverses positions prises par un *Cholœpus* au cours d'un pas complet (dessin schématique exécuté d'après la chronophotographie de Muybridge.

entre chaque demi-pas, ses quatre membres seraient en même temps en contact avec elle.

La simple palpation m'a permis de me rendre compte que les agents de cette locomotion spéciale sont les extenseurs, extrêmement puissants d'ailleurs, du membre pelvien et les flechisseurs du membre thoracique.

Plusieurs cas sont au surplus à considérer suivant l'inclinaison de la branche.

Lorsqu'elle est faiblement inclinée et que l'animal la gravit, les membres fonctionnent à peu près comme dans le cas du grimpement le long d'un tronc vertical. Les membres antérieurs et postérieurs concourent à la propulsion, mais l'effort fourni par les premiers paraît être moins considérable que dans le

(1) Muybridge : Animals in motion, London, 1902.

cas du grimpement vertical ; l'effort fourni par les seconds semble par contre l'être davantage. Le Paresseux grimpe encore presque autant qu'il marche.

Lorsque la branche est horizontale, la propulsion semble se faire surtout par la détente des membres postérieurs (muscles extenseurs), la musculature des membres antérieurs ne paraissant plus jouer qu'un très faible rôle.

Enfin, lorsque la branche est inclinée en sens inverse et que l'animal descend la pente, il ne contracte plus du tout les fléchisseurs de ses membres antérieurs. La contraction des ex-

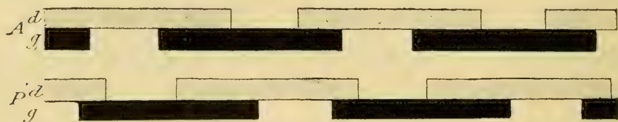


Fig. 38. — Notation de l'allure du *Cholœpus*. *A*, membre antérieur; *P*, membre postérieur; *d*, droit; *g*, gauche.

tenseurs de ses membres postérieurs est elle-même très diminuée. Il profite de l'action de la pesanteur au lieu de lutter contre elle et a plutôt besoin de faire effort pour se retenir que pour avancer.

Les résultats de ces observations me remettent en mémoire une série de recherches sur la locomotion du Cheval que j'avais entreprises en 1903 à la Station physiologique du Collège de France, laboratoire de mon regretté maître Marey, en collaboration avec le professeur Athanasiu de Bucharest. Leurs résultats peuvent vraisemblablement s'appliquer à tous les quadrupèdes. Elles n'ont point été publiées, ni complètement achevées ; il me paraît toutefois indiqué de les mentionner ici.

L'un des buts de nos recherches était de préciser le rôle des membres antérieurs du Cheval dans la locomotion, de savoir s'ils ont véritablement un rôle actif, ou au contraire s'ils ne fonctionnent que comme de simples colonnes de soutien, la propulsion du corps en avant se faisant uniquement par la détente des fléchisseurs du membre postérieur. Nos expé-

riences paraissent avoir eu pour résultat de montrer qu'il y a en réalité trois cas à considérer.

1° Sur un sol plat, l'animal marchant au pas et ne traînant pas de fardeau, la propulsion du corps se fait par l'action des membres postérieurs seuls, et les membres antérieurs semblent être de simples colonnes de soutien.

2° Sur un sol incliné, l'animal gravissant une pente (et plus encore s'il traîne un fardeau), la propulsion se fait par la double action des membres antérieurs et postérieurs.

3° Sur un sol incliné, l'animal descendant la pente (et surtout s'il est poussé par un fardeau, comme une voiture sans frein par exemple), l'action des muscles propulseurs est d'autant plus réduite que la pente est plus raide et les antagonistes entrent en jeu pour retenir l'animal dans sa chute.

Ces observations, faites sur le Cheval, seraient, nous le répétons, vraisemblablement applicables à tous les Quadrupèdes.

Il ressort de ceci et de ce qui précède que la locomotion renversée des Paresseux paraît obéir absolument aux mêmes lois que la locomotion en quelque sorte directe des Quadrupèdes ordinaires.

Le long d'une branche horizontale, les muscles extenseurs des membres pelviens seuls entrent en jeu pour la propulsion. Le long d'une branche inclinée, si l'animal la gravit, la propulsion se fait par l'action combinée des membres antérieurs et postérieurs. Le long d'une branche verticale, l'action des membres antérieurs devient prédominante. Le long d'une branche inclinée que l'animal descend, l'effort de l'animal est plutôt dirigé pour le retenir que pour le faire avancer.

Les positions de repos des Paresseux méritent aussi la peine d'être sommairement étudiées. D'après Geay, dans les *Cecropia*, qui constitueraient leur plus habituelle demeure, on les voit souvent assis dans une enfourchure, les membres embrassant la branche qui leur fait face et la tête repliée sur la poitrine.

A la ménagerie du Muséum j'ai vu prendre à l'Unau que j'ai examiné, s'accommodant de son mieux des conditions artificielles qui lui étaient faites, des positions diverses que j'ai représentées la première fois dans mon mémoire de 1907.

Tantôt, cramponné en haut du grillage de sa cage par ses griffes puissantes, il affectait l'aspect d'une grosse boule informe recouverte de poils; tantôt, suspendu à la branche le long de laquelle je le faisais progresser, il s'arrêtait, rapprochant les quatre membres et laissant la tête paraître entre eux. Quelquefois même, je l'ai vu prendre une position très analogue à celle observée par Geay dans la nature : l'animal était alors assis sur le plancher de sa cage, ses quatre extrémités accrochées par leurs griffes au grillage, comme après le tronc ou la branche d'un arbre, et la tête repliée sur le sternum.

Tout récemment, M. Ménégaux (1) a essayé de faire tort, si l'on peut dire, aux Paresseux dans leur réputation, si justement établie pourtant, d'arboricoles et semble avoir voulu s'efforcer de les faire passer pour des animaux partiellement marcheurs.

Dans un mémoire récent (2) je me suis élevé contre cette manière de voir qu'il convient de rapprocher d'une erreur ancienne, et dont depuis longtemps on a fait justice, commise par les anthropologistes de jadis. Lorsqu'ils voulaient étudier la locomotion des Anthropoïdes, ils les supposaient placés à terre et leur attribuaient une position aussi rapprochée que possible de celle du soldat sans armes. Il est évident, et le contraire serait absolument étonnant, que les Paresseux mis à terre sont très capables de changer de position et de progresser, et cela par le simple jeu de leurs muscles, comme le fait une Chauve-souris (Vespertilio par exemple), animal essentiellement volant, ou un Phoque, Mammifère auquel personne ne conteste le titre d'animal nageur; mais on conçoit combien il serait artificiel de prendre leur mode de locomotion à terre comme leur type ambulatoire habituel et normal.

En réalité, la locomotion des Paresseux à terre ne peut être tout à fait exceptionnelle. *Tout leur organisme est adapté à la locomotion arboricole et non pas à la marche terrestre* : cela ressort d'ailleurs d'une façon particulièrement lumineuse des citations de M. Ménégaux lui-même.

(1) A. Menegaux: Sur la biologie des Bradypodidæ. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 30 nov. 1908. — La marche et la façon de grimper des Paresseux. *Bull. Mus. Hist. nat.* 1908. — Quelques faits nouveaux de la biologie des Paresseux. *Rev. Scient.* 1909. — Contribution à l'étude des Édentés actuels. Famille des Bradypodidés. *Arch. de Zool. expér.*, mai 1909.

(2) Voy. R. Anthony, n° 28.

Nous relevons en effet, dans les publications de cet auteur, qu'Herrera dit que les Paresseux mettent deux semaines pour avancer d'un jet de pierre ; d'après Binet, ils ne font pas cinquante pas en un jour ; Gumilla affirme qu'il faut à l'Unau



Fig. 39. — Paresseux représenté dans une attitude antiphysiologique d'après Buffon et Daubenton.

une journée pour faire un quart de lieu ; d'après Buffon, enfin, ils ne peuvent parcourir qu'une toise en une heure. Ajoutons, pour terminer, qu'il ressort d'une façon très nette du texte de Lamarck (1) que cet auteur considère ces animaux comme n'étant pas le moins du monde adaptés à la vie terrestre.

Les très simples raisonnements suivants, basés sur l'examen

(1) J. Lamarck. *Philosophie zoologique*, chapitre VII.

des faits morphologiques, vont montrer d'ailleurs qu'ils ne cheminent que très exceptionnellement sur le sol.

Sur le sol, en effet, ils ne pourraient s'appuyer que soit sur la paume de leurs mains et sur la plante de leurs pieds, soit sur le bord externe de leurs extrémités.

Leurs paumes et leurs plantes, enroulées en demi-cercle par le fait, ainsi qu'on le verra plus loin, de leur adaptation à la vie arboricole, ne se prêtent guère à ce mode d'attitude. S'ils l'affectaient d'ailleurs, même exceptionnellement, ne verrait-on pas une usure du bord dorsal ou de l'extrémité des griffes, ce qu'en fait on ne voit jamais. Reste le bord externe des extrémités. Or, ils s'y reposent si peu souvent qu'on n'y découvre jamais, d'après mes observations, du moins, la moindre callosité ni même la moindre usure des poils.

En résumé, les Paresseux sont des animaux *essentiellement arboricoles*. C'est à ce genre de vie qu'ils sont adaptés. Nous allons voir en outre que, dans cet ordre d'adaptation, ils se rapprochent aussi près que possible de la perfection, c'est-à-dire de l'exclusivisme.

β. *Galéopithèques*. — Le genre de vie des Galéopithèques paraît se rapprocher à la fois beaucoup de celui des Bradypes et de celui des Chauves-souris. Si, comme les premiers, ils se tiennent souvent suspendus par leurs quatre extrémités dans les arbres, ils s'accrochent pour dormir, comme les secondes, exclusivement par leurs pattes de derrière (Voy. Brehm à ce sujet).

Cependant, en ce qui concerne les rapprochements qu'il y a lieu de faire au point de vue éthologique entre les Galéopithèques et les Bradypes, il convient de dire que la spécialisation des premiers est beaucoup moins accentuée que celle des seconds, et que si sur le sol leur marche est pénible, elle paraît être beaucoup plus normale et physiologique, tout compte fait, que celle des Aïs et des Unaus.

γ. *Cheiroptères*. — Les Cheiroptères sont, comme la plupart des Oiseaux, des animaux adaptés au vol d'une façon principale et dans le sens précis que nous avons donné, au début de ce travail, à cette expression.

D'une façon accessoire, ils sont adaptés à la vie arboricole comme les Oiseaux sont adaptés, d'une façon également accessoire, les uns à la marche ou au saut sur le sol et à l'existence arboricole, d'autres à la marche et à la natation. En d'autres termes, de même que les Oiseaux, les Chauves-souris vivent une existence en partie double, volant pendant une partie du temps et vivant en arboricoles pendant l'autre.

Les Megacheiroptères sont à peu près seuls véritablement et au sens grammatical du terme des arboricoles. Beaucoup de Microcheiroptères, par contre, se suspendent le plus souvent, soit aux aspérités des cavernes qu'ils habitent, soit aux poutres et aux chevrons des toits de nos greniers. Mais, quel que soit, en somme, l'objet qui sert de soutien à l'animal, le mode de suspension est toujours le même.



Fig. 40. — Patte postérieure gauche à hallux opposable de Cheiromeles.

L'adaption à la vie arboricole présente chez les Chauves-souris une importance toute spéciale, car il paraît indubitable que cette adaptation arboricole vraisemblablement transformée aujourd'hui est leur adaptation première, celle de laquelle elles sont parties pour devenir des animaux volants.

Dans leur vie arboricole, les Chauves-souris affectent toujours la suspension par les extrémités postérieures, s'aidant quelquefois de griffes du premier ou des deux premiers (Roussettes) doigts de la main pour s'accrocher ou effectuer de légers mouvements de déplacement. Une seule exception est peut-être représentée par un Molossiné, le Cheiromeles de Bornéo, dont l'hallux est écarté des autres doigts comme chez les Primates et les Lémuriens arboricoles.

Il semble que dans leur existence en contact avec le substratum les Cheiroptères ne progressent guère.

Leur progression se fait surtout dans les airs à l'aide de

leurs ailes, et, les Molossinés sont les seuls qui paraissent susceptibles de se mouvoir sur le sol dans des conditions normales.

Les Cheiroptères, comme les Oiseaux, sont surtout arboricoles en station.

II. — ÉTUDE ANATOMIQUE DES CARACTÈRES D'ADAPTATION A LA SUSPENSION ARBORICOLE

En ce qui concerne les arboricoles suspendus nous diviserons leurs caractères d'adaptation en deux groupes :

1° Ceux qui intéressent les organes par lesquels l'adaptation se réalise directement (caractères des membres) ;

2° Ceux qui intéressent les autres organes.

I. — Étude des caractères d'adaptation des membres.

Au point de vue de la morphologie générale des membres, on peut dire, et cela sans exagération, que ceux des arboricoles suspendus sont en somme réduits à l'état de *crochets permanents*.

Ce caractère général semble, en ce qui concerne les seuls Paresseux, s'accentuer du *Cholœpus* à l'*Hemibradypus* et de l'*Hemibradypus* au *Bradypus*.

Il est également très accusé aux membres postérieurs des plus évolués des Cheiroptères.

Ceci posé, nous allons brièvement passer en revue ce qui, dans la morphologie des arboricoles suspendus et plus particulièrement des Bradypes, nous paraît être en rapport avec l'adaptation arboricole, en nous bornant à mentionner brièvement, à propos de chaque caractère, ce qui convient d'être dit pour les Cheiroptères et les Galéopithèques.

A. — Squelette (1)

1° *Allongement du membre antérieur par rapport au membre postérieur.*

(1) Voy. à ce propos R. Anthony : n° 28. Nous nous sommes dispensé de reproduire ici les figures de notre mémoire paru antérieurement dans cette même revue. Il est facile au lecteur de s'y reporter.

Chez les Paresseux actuels, d'une façon générale, le membre antérieur est considérablement allongé par rapport à celui des Bradypes santacruziens, l'*Hapalops* notamment, qui paraît pouvoir être considéré comme une des formes ancestrales des Bradypes arboricoles actuels et dont l'adaptation semble avoir été terrestre et peut-être partiellement fouisseuse. En même temps qu'ils se sont allongés sous l'influence de facteurs primaires encore inconnus, les os des membres sont devenus grêles, et, ils ne conservent encore un aspect relativement robuste que chez les Cholœpus, aspect qui s'atténue chez l'*Hemibradypus*, pour s'effacer tout à fait chez le *Bradypus*.

Chez ce dernier animal en effet les traces d'insertions musculaires sont réduites à leur minimum, et l'humérus notamment, très simplifié, ne présente même plus le trou sus-épitrochléen existant chez les animaux qui précèdent.

La sélection naturelle à dû intervenir dans la fixation de ce caractère, allongement des os des membres antérieurs, éminemment favorable aux Paresseux pour leur permettre, entre autres avantages, d'atteindre facilement leur nourriture.

Les Chauves-souris présentent également un raccourcissement notable des membres postérieurs par rapport aux antérieurs, mais cette disposition se rattache surtout, chez elles, aux conditions spéciales de l'adaptation du membre thoracique à la locomotion aérienne, qui a déterminé un allongement des articles de ce dernier.

2° *Dispositions morphologiques osseuses en rapport avec la diminution de l'amplitude des mouvements articulaires.*

L'adaptation à la suspension semble avoir transformé, comme il a été dit, les membres des Paresseux en crochets véritables et permanents. La simplicité des conditions de ce genre de vie, restreignant le rôle des muscles moteurs des différents articles, a entraîné la réduction de certains d'entre eux par le fait du manque d'usage. Secondairement, les surfaces articulaires se sont réduites ; dans certains cas même elles se sont synostosées.

Nous allons étudier, dans ce chapitre, les modifications osseuses en rapport avec la diminution d'amplitude des mouvements articulaires.

Pour se rendre compte de l'étendue des mouvements articulaires, le mieux serait évidemment d'observer un animal vivant dans son fonctionnement normal. Mais cette observation nous est difficile à réaliser en raison de la rareté des Paresseux vivants en ménageries. A défaut de cela, on peut également mesurer l'amplitude des mouvements sur des cadavres frais encore revêtus de leurs parties molles. Ces conditions sont encore assez difficiles à rencontrer, car un cadavre conservé dans l'alcool ou le formol ne peut servir à des expériences de ce genre. Mais il est un troisième procédé extrêmement simple, d'une exactitude et d'une précision relatives, mais suffisantes, qui consiste à comparer la longueur, dans le sens des mouvements que l'on veut étudier, des surfaces articulaires en contact.

Si les deux surfaces articulaires en contact sont exactement de même longueur ou peu différentes, il est évident qu'il ne peut se passer dans l'articulation que des mouvements de glissement presques imperceptibles et possibles seulement par le fait de la laxité des ligaments. Si, au contraire, les surfaces sont extrêmement inégales, on peut en toute certitude conclure que des mouvements véritables de déplacement de l'un des os par rapport à l'autre étaient possibles et que l'amplitude de ces mouvements était nécessairement proportionnelle à l'inégalité en question. La méthode extrêmement simple que nous avons employée, et qui peut être appliquée à tous les Vertébrés et à toutes les articulations, consiste à placer les os en position sur un plan et à faire coïncider successivement chacune des extrémités de la surface la plus courte avec chacune de celles de la surface la plus longue sur l'un et l'autre os, en marquant les positions relatives des deux os, l'un restant fixe. Ce procédé permet en outre de se rendre compte des deux positions extrêmes des os au maximum d'extension et au maximium de flexion. Des recherches de cette nature, que j'ai faites autrefois à la Station physiologique du Collège de France sur différents Mammifères, m'ont montré qu'en agissant ainsi on s'écarte très peu de ce qui peut être considéré comme la réalité des choses.

α. — MEMBRE ANTÉRIEUR.

Chez les Hapalops, le membre antérieur semble avoir été très mobile dans toutes ses articulations transversales, de flexion et d'extension par conséquent. Autant que j'ai pu en juger par les figures de Scott (1) et par les matériaux provenant des fouilles de M. Tournouer que le Professeur Boule a bien voulu mettre à ma disposition, ces mouvements étaient d'une amplitude assez considérable, notamment pour les deux rayons huméral et antibrachial qui pouvaient, au moment de la flexion, déterminer un angle assez aigu, et, se mettre presque dans le prolongement l'un de l'autre au moment de l'extension.

Chez le Cholœpus, l'amplitude des mouvements de l'articulation du coude est singulièrement diminuée. Elle l'est plus encore chez les deux autres Bradypes.

En outre, les articulations des membres de ces Paresseux arboricoles actuels font, lorsque l'extension est à son maximum, des angles qui n'atteignent pas ou dépassent à peine la valeur d'un angle droit.

A ces données, il convient d'ajouter que la rotation du bras sur l'épaule est extrêmement peu ample, comme le montre l'allongement supéro-inférieur encore assez marqué de la tête humérale. Chez les animaux, comme l'Homme, par exemple, où cette rotation atteint des proportions considérables elle se rapproche davantage de la forme sphérique.

Ajoutons aussi que les mouvements de pronation et de supination de l'avant-bras existent, quoique très réduits en amplitude, comme le montre un examen rapide des articulations.

Le poignet présente dans les trois genres de Paresseux des mouvements de flexion et d'extension limités ; la main reste toujours à un certain état de flexion sur l'avant-bras.

Disons, en outre, qu'elle jouit par rapport à ce dernier d'un mouvement de latéralité important, permettant à l'animal de l'incliner facilement suivant son bord cubital.

(1) SCOTT : Paleontology. Mammalia of the Santa-Cruz beds, *Rep. of the Princeton Univ. Exped. to Patagonia* vol. V. 1903. — ID. : The mammalian fauna of the Santa-Cruz beds of Patagonia. *C. R. du 6e Congrès. int.* Genève 1905.

L'articulation médio-carpienne (première rangée du carpe avec la deuxième) ne paraît pas pouvoir être considérée, chez l'Unau et le Paresseux à collier du moins, comme étant le siège de mouvements de flexion à proprement parler ; l'égalité des surfaces en contact indique seulement la possibilité de mouvements de glissement.

Chez l'Aï, au contraire, la disposition de ces surfaces articulaires accuse une certaine possibilité de mouvements dans le sens de la flexion et de l'extension (1).

Quant aux articulations des divers os carpiens entre eux le long de leurs faces latérales, ce ne sont évidemment que des articulations de simple glissement, dont le jeu ne fait que donner de la souplesse au membre, comme cela existe d'ailleurs à un degré plus ou moins marqué chez tous les Mammifères.

Mais les plus intéressantes à étudier sont les articulations carpo-métacarpiennes, métacarpo-phalangiennes et phalango-phalangiennes.

Chez le Cholœpus, qui, à certains égards, exception faite de la réduction du nombre des rayons digités, peut être considéré comme le moins évolué des Bradypes actuels, ces différentes articulations restent toute la vie normalement mobiles. Mais chez les deux autres Bradypes il en est tout autrement : elles s'ankylosent toutes avec l'âge, à l'exception de l'articulation de l'avant-dernière phalange avec la phalange unguéale. Cette dernière articulation présente, par compensation, des surfaces articulaires très inégales ; la phalange unguéale peut se déplacer suivant un demi-cercle sur la base de la deuxième phalange, qui présente d'ailleurs une forme de poulie avec la gorge caractéristique que l'on retrouve dans toutes les articulations où la grande amplitude de mouvements de flexion et d'extension est liée à l'absence des mouvements de latéralité (articulation tibio-astragalienne du Cheval par exemple).

J'ai fait de la marche des soudures osseuses des os de la main chez l'Aï une étude approfondie qui m'a permis d'établir que les ankyloses suivantes se produisent chez cet animal le plus souvent dans l'ordre chronologique indiqué (2) :

(1) R. Anthony : n° 28.
(2) R. Anthony : n° 28.

1° *Trapèze avec parties constitutives du premier rayon digité.*

2° Premier rayon digité avec deuxième métacarpien, et, cinquième métacarpien avec quatrième (articulations latérales).

3° Tous les métacarpiens entre eux à leur extrémité proximale (articulations latérales).

4° *Premières phalanges avec métacarpiens correspondants.* Il arrive assez souvent, et ce fait est remarquable, que cette ankylose soit complète avant que l'épiphyse de la première phalange ne soit soudée à la diaphyse.

5° *Premières phalanges avec les deuxièmes*, ainsi que *les os de la seconde rangée du carpe avec les têtes des métacarpiens.* Ces dernières soudures sont les plus tardives et je ne les ai jamais observées complètes.

Il en résulte qu'en somme les mouvements articulaires (il n'est point question ici des articulations latérales des éléments carpiens entre eux) de la main sont en fin de compte uniquement localisés chez le *Bradypus* adulte : 1° dans l'articulation du poignet (radio-carpienne); 2° dans l'articulation médio-carpienne ; 3° dans l'articulation des deuxièmes phalanges avec les troisièmes.

Cette absence de mobilité des articulations de la région moyenne de la main, qui contribue, comme nous l'avons dit plus haut, à transformer le membre de l'animal en un *crochet permanent*, est en quelque sorte compensée : 1° par la grande amplitude des mouvements de l'articulation des deuxièmes et des troisièmes phalanges ; 2° par la longueur et l'incurvation des griffes. Grâce à ces dispositions compensatrices l'animal peut arriver à entourer néanmoins les branches et à s'y suspendre solidement.

A ce point de vue des ankyloses de la main, le Paresseux à collier semble se comporter à la fois comme le *Bradypus* et et comme le *Cholœpus*. Comme le premier il a des griffes longues et recourbées. Sur l'exemplaire adulte que j'ai entre les mains je peux constater, à part la soudure plus précoce du trapèze avec les extrémités proximales des rayons digités 1 et 2, la synostose des rayons réduits avec leurs voisins, du troisième et du quatrième métacarpien à leur base, des

débuts de synostose enfin entre la première phalange et le méta-carpien d'une part, et entre la première phalange et la deuxième d'autre part, à tous les doigts. Il paraît résulter des observations anatomiques précédentes que, même dans l'extrême vieillesse, la main de cet animal doit, comme celle du Cholœpus, pouvoir se fléchir au poignet, très *légèrement* dans les articulations médio-carpiennes et carpo-métacarpiennes (les régions méta-carpo-phalangiennes se comportant comme celles de l'Aï), et enfin, dans les articulations des deuxièmes phalanges avec les troisièmes.

β. — Membre postérieur.

En ce qui concerne le membre postérieur, les observations à faire sont à peu près les mêmes, au point de vue général, que pour le membre antérieur.

L'articulation coxo-fémorale n'est pas simplement une articulation de flexion dans divers sens mais aussi une articulation de rotation, comme l'indique la sphéricité de la tête fémorale dans tous les groupes de Mammifères.

Les mensurations que nous avons prises sur la tête fémorale des Paresseux indiquent une sphéricité sensiblement parfaite, d'où on peut déduire que chez ces animaux la rotation doit être également parfaite, c'est-à-dire susceptible de se faire à la fois et également dans tous les sens; les mouvements de flexion sont, par contre, limités dans diverses directions.

Les Paresseux présentent une particularité anatomique curieuse qui est l'absence du ligament rond de la tête du fémur. Cette même absence se constate, parmi les Mammifères, chez d'autres arboricoles tels que l'Orang, chez des nageurs comme les Pinnipèdes et l'*Enhydris*; on l'observe aussi chez le Wombat, l'Éléphant et les Monotrèmes.

Si on étudie la position de ce ligament dans les divers types de Mammifères, on remarque que chez certains, comme l'Homme, il occupe à peu près le sommet de la tête fémorale. Chez les Quadrupèdes, il se rapproche du bord postéro-interne de la surface encroûtée de cartilage, et cela en raison de la position qu'occupe normalement le fémur par rapport au

bassin : chez certains même, qui forment à cet égard la transition entre les premiers et les animaux dépourvus de ce ligament, il atteint ce bord.

En étudiant le fonctionnement de l'articulation coxo-fémorale, on se rend compte d'autre part que c'est lorsque le fémur se trouve porté en avant et en dehors que ce ligament est le plus distendu, et il est précisément remarquable que les Paresseux présentent normalement, par le fait de leur attitude dans les arbres, cette position du fémur. On comprend donc aisément quelques-unes des causes qui ont pu amener chez cet animal la disparition du ligament rond (1).

Il convient au surplus de rappeler que M. G. Grandidier (2) a également constaté ce caractère anatomique sur un fémur d'arboricole actuellement disparu, provenant de fouilles faites par lui à Madagascar et auquel il a donné le nom de *Bradytherium*.

La disparition du ligament rond de la tête fémorale semble toujours accompagnée de l'augmentation de l'angle du col. Chez les Paresseux, plus particulièrement chez l'Aï, et aussi chez le *Bradytherium*, le col est presque dans le prolongement du corps de l'os. Ce même angle du col est également aussi plus ouvert chez l'Orang que chez le Chimpanzé et le Gorille (3)

L'articulation du genou, qui est en demi-flexion permanente, présente, chez les Bradypes, des mouvements très peu amples, comme celle du coude.

C'est ainsi que, pour ne citer qu'un seul exemple, nous avons constaté que, sur un jeune *Hemibradypus* encore revêtu de ses parties molles, l'amplitude de mouvement de l'articulation du genou ne dépassait pas 40°.

L'articulation tibio-tarsienne, très libre dans ses mouvements, est constituée de façon à permettre la rotation du pied en dedans, indispensable au mode de locomotion de ces animaux.

Les Bradypes tridactyles (Bradypus et Hémibradypus) pré-

(1) Il est évident que la disparition du ligament rond chez les Éléphants, les Wombats, les Monotrèmes et les Mammifères nageurs relève d'autres causes. Nous n'avons point à nous en occuper ici.

(2) G. Grandidier : Recherches sur les Lémuriens disparus. *Th. Doct. ès sc.* Paris, 1906.

(3) R. Anthony et P. Rivet : n° 29.

sentent à l'extrémité du membre postérieur le même processus d'ankyloses qu'au membre antérieur.

J'ai suivi, comme pour la main, la marche progressive de ces soudures osseuses dans le pied du *Bradypus*.

Elles paraissent se faire d'habitude dans l'ordre suivant :

1° *Soudure des articulations métatarso-phalangiennes*, qui débute même, comme pour la main, avant la réunion de l'épiphyse du métatarsien à sa diaphyse.

2° Soudure des articulations latérales des métatarsiens entre eux.

3° *Soudure entre eux et avec le métatarse des éléments de la deuxième rangée carpienne*, le scaphoïde et le cuboïde restant le plus longtemps indépendants.

Il est évident que cette marche peut subir des variations, mais en fin de compte et dans les cas que j'ai observés où l'ankylose était le plus avancée les mouvements articulaires étaient uniquement localisés : 1° dans l'articulation tibio-astragalienne ; — 2° dans l'articulation astragalo-calcanéenne ; — 3° dans l'articulation astragalo-scaphoïdienne ; — 4° dans l'articulation calcanéo-cuboïdienne ; — 5° dans l'articulation des deuxièmes phalanges avec les troisièmes.

Il semblerait, d'après nos observations, que ces soudures osseuses suivent, chez l'*Hemibradypus*, une marche différente, peut-être inverse, de celle qu'elles suivent chez le Bradypus.

Les Chéiroptères, lorsqu'ils atteignent leur maximum de spécialisation pour la vie arboricole, présentent au membre postérieur des caractères comparables à ceux des Bradypes.

Il est surtout à remarquer que dans ce cas le pied de ces animaux est normalement étendu sur la jambe, ce qui semble en rapport avec les tractions exercées par le poids du corps.

Cette disposition entraîne la diminution de volume du calcaneum.

3° *Réduction de la série digitée et modifications corrélatives du carpe* (1).

Par l'ensemble de leurs caractères anatomiques, les Hapalops (et genres voisins, du Santracruzien, paraissent, comme nous

(1) Voir pour les figures mon mémoire de 1908 paru dans cette même revue.

l'avons dit, avoir été les ancêtres des Bradypes arboricoles actuels. On peut déduire de leurs formes squelettiques qu'ils menaient une vie terrestre, grattant le sol de leurs fortes griffes, et se dressant souvent sur leurs pattes postérieures en s'arcboutant sur leur queue dans la position ou nous les montre Scott (1) dans l'intéressante reconstitution qu'il en a faite. Parfois même, ils devaient tant soit peu grimper le long des troncs des arbres, mais, si l'on en juge du moins par la forme de leurs extrémités, ils ne devaient jamais se suspendre à la façon des Paresseux actuels.

Comme nous l'avons dit plus haut, la main de l'*Hapalops* (et celle du *longiceps* peut être prise comme type) était pentadactyle, les doigts 1 et 5 étant sensiblement plus courts que les doigts 2, 3 et 4. De ces trois derniers le doigt 3 était le plus long. C'était aussi le plus gros, les deux autres étant réduits (surtout le doigt 4) dans le sens des dimensions tranversales. On peut considérer que l'axe de pression d'une extrémité ainsi constituée devait passer à peu près par le doigt 3, tout en étant, ainsi que tend à le prouver le volume considérable de ce doigt et de réduction marquée du doigt 4, légèrement dévié en dedans. Le carpe était d'ailleurs réparti d'une façon sensiblement égale et symétrique de part et d'autre de cet axe, le grand os étant légèrement déplacé en dedans de l'axe de figure en raison du déplacement de l'axe de pression. Le carpe se composait de sept éléments.

Lorsque les descendants de ces *Hapalops* ou de formes analogues se sont adaptés à la vie nettement arboricole et à la suspension, leur main a nécessairement subi des modifications profondes. D'abord les doigts 1 et 5, trop courts pour atteindre la branche lorsque les trois autres la saisissaient, pour jouer en un mot dans la suspension un rôle efficace, ont régressé, faute d'usage, par un mécanisme analogue à celui qui a amené la disparition du pouce des Colobes ; et la main, réduite aux seuls doigts fonctionnels 2, 3 et 4, sensiblement égaux au point de vue de la longueur, a réalisé le type de celle du Paresseux à collier, dont le carpe d'ailleurs se rapproche infiniment de celui de l'*Hapalops* même dans ses détails. Dans une main

(1) Scott : *loco citato.*

telle que celle du Paresseux à collier, l'axe de pression passe encore effectivement par le doigt 3 ; mais, par le fait des faibles dimensions transversales du doigt 4 par rapport à celles du doigt 2, cet axe se trouve, comme je l'ai déjà dit, déplacé légèrement en dedans, rapproché plus encore que chez l'Hapalops du bord interne du doigt 3. Il en résulte que le doigt 4, jouant dans la suspension un rôle d'autant plus faible que celui que jouent les doigts 2 et 3 est plus important, tendra lui aussi à se réduire de plus en plus et finit, dans un type suivant qui est celui que réalise l'Unau, par complètement disparaître.

Dans une main telle que celle de l'Unau, l'axe s'est encore déplacé en dedans. Il passe nettement entre les doigts 2 et 3, tout en étant cependant légèrement plus rapproché de ce dernier. Le carpe a subi une évolution corrélative de celle des doigts. Il s'est, lui aussi, porté en dedans en quelque sorte, et cela d'une part en expulsant pour ainsi dire du massif carpien l'unciforme, l'os le plus externe de la première rangée, d'autre part par le fait de l'existence du prolongement interne du scaphoïde, qui surplombe d'ailleurs l'extrémité, considérablement élargie en dedans, du rayon digité 1 réduit.

Il serait assez aisé de concevoir ce que pourrait devenir le carpe dans une forme suivante, terme du processus évolutif que nous envisageons et qui serait réalisée soit par la disparition du doigt 2, si l'axe tendait à se rapprocher du doigt 3, soit par l'égalisation des doigts 2 et 3, si l'axe tendait à s'en éloigner. Le carpe présenterait, suivant l'un ou l'autre de ces deux cas, une forme très différente.

En somme, on peut se rendre compte qu'il y a, sous le rapport de la main, une série morphologique absolument continue de l'Hapalops au Cholœpus, en passant par le Paresseux à collier ; et, en passant en revue ces différentes formes, il nous semble assister à l'accomplissement d'un processus évolutif dont nous paraissons même dans une certaine mesure comprendre la marche et saisir les facteurs déterminants. Ce processus est celui de l'adaptation de la main à la vie arboricole par la suspension aux branches ; le sens de sa marche est déterminé par l'inégalité primordiale, chez l'Hapalops, des rayons 2, 3 et 4 dans le sens des dimensiens transversales.

De cette inégalité on peut inférer que l'axe de la main ne passait pas, chez cet animal, nettement par le milieu d'un doigt, comme chez les Ongulés périssodactyles par exemple, ou nettement à égale distance de deux doigts, comme chez les Ongulés artiodactyles, mais toujours plus ou moins loin de l'une ou l'autre de ces positions. Il en résulte que, chez les Bradypes arboricoles actuels, que nous avons passés en revue, un doigt jouera toujours, dans la suspension, un rôle moins efficace que les autres et tendra de ce fait à se réduire, de telle sorte que l'Unau et l'Hémibradype sont, si l'on peut dire, des types instables, toujours en voie d'évolution.

La main du Bradypus, au contraire, appartient à un type tout différent de celui auquel se rattache la main du Paresseux à collier et celle de l'Unau, soit qu'elle dérive d'un type ancestral pentadactyle autre que celui réalisé par l'Hapalops et dans lequel les doigts 2, 3, 4 étaient sensiblement égaux dans le sens transversal, soit que, dérivant d'un type analogue à celui de l'Hapalops, elle ait acquis secondairement l'égalité dans le sens transversal de ses rayons digités, les doigts 2 et 4 étant appelés à jouer, dans l'acte de la suspension, et pour des raisons qu'il nous est, dans l'état actuel de la documentation, difficile de concevoir, un rôle aussi important que le doigt 3. Chez l'Aï, en effet, l'axe de la main passe exactement par le milieu du doigt 3 ; de part et d'autre de ce doigt, les doigts 2 et 4 sont sensiblement égaux entre eux et au doigt médian, au double point de vue de la longueur et des dimensions transversales. Le carpe, d'autre part, présente, par rapport à celui du Paresseux à collier et de l'Unau, un remaniement complet et se trouve disposé d'une façon remarquablement égale et symétrique de part et d'autre de l'axe qui, coupant à peu près en deux parties égales le semilunaire, passe sensiblement entre le magno-trapézoïde et l'unciforme et par le milieu du doigt 3. Là l'équilibre stable semble être à peu près atteint et le type morphologique fixé (1).

(1) Voy. à ce sujet R. ANTHONY : nº 28 (notre mémoire de 1908 dans cette même revue) où ces considérations ont déjà été exposées à peu près dans les mêmes termes.

4° *Égalisation des doigts.*

Il est aisé de comprendre après ce qui vient d'être dit précédemment comment, par le fait de la suspension, les rayons digités se soient égalisés chez les Paresseux de façon à jouer tous un rôle effectif dans la suspension.

Ce caractère, déjà plus qu'ébauché chez les Galéopithèques, se rencontre également chez les Cheiroptères les plus spécialisés. Les Molosses sont les moins évalués à cet égard.



Fig. 41. — Extrémité postérieure gauche de Pteropus.

5° *Allongement et incurvation des phalanges et des griffes unguéales.*

Un autre caractère d'adaptation très important est le recourbement très accentué de la phalange unguéale.

Cet allongement et ce recourbement s'observent chez tous les arboricoles suspendus, aussi bien chez les Paresseux que chez les Chauves-souris. Chez les premiers, *il accuse son maximum dans les genres où les synostoses carpiennes, métacarpiennes et phalangiennes existent* et prend la signification d'une disposition compensatrice. Ce caractère est en effet plus accusé chez les deux Bradypes tridactyles que chez l'Unau.

6° *Caractères spéciaux du bassin et du sacrum* (1).

Le bassin et le sacrum des Bradypes présentent trois caractères importants qui paraissent en rapport avec l'adaptation arboricole :

L'élargissement des ailes iliaques ;

La réduction des pubis ;

(1) Voy. R. Anthony : n° 27.

Le développement du sacrum suivant toutes ses dimensions et l'ossification des ligaments sacro-sciatiques.

Il est évident que l'élargissement des ailes iliaques est, sans que nous puissions en saisir les causes directes, un caractère d'adaptation en rapport très étroit avec le rôle de sustentation que remplit le bassin par rapport aux organes abdominaux chez les animaux qui nous occupent. Chez les animaux à station quadrupède, dans lesquels les organes abdominaux sont surtout soutenus par la paroi abdominale, cette dernière est aponévrotique et très épaisse et les ailes iliaques très peu larges. Chez l'Homme, à station bipède, les ailes iliaques sont larges et étalées, affectant même la forme d'une sorte de cuvette à concavité presque inférieure, par le fait de la présence d'une ligne innominée saillante, cuvette semblant en quelque sorte creusée par la pression des organes abdominaux sur les ailes elles-mêmes qui soutiennent directement le poids des viscères (1). Chez les Bradypes arboricoles, par le fait de la position renversée qu'affectent le plus souvent ces animaux dans les arbres, le bassin joue un rôle analogue, et, les ailes iliaques prennent une disposition du même genre qui est, nous le répétons, moins accentuée chez le *Cholœpus* que chez les deux autres Paresseux. C'est à ce même ordre de faits que paraît peut-être se rattacher aussi l'ossification des ligaments sacro-sciatiques. Ce caractère se retrouve également chez les MYRMECOPHAGIDÆ dont l'origine arboricole paraît incontestable, et, il est vrai, aussi chez les DASYPODIDÆ où il semble conditionné par d'autres facteurs.

De même, enfin, la réduction des pubis est également un caractère en rapport avec l'adaption à la supension arboricole. Les parties ventrales du bassin, ne jouant pour ainsi dire aucun rôle dans la sustentation de la masse viscérale, ont considérablement diminué de volume. Bref, chez ces animaux arbo-

1) Chez les Kanguroos les os iliaques sont en forme de baguettes, et cependant leur attitude en station est le plus souvent très voisine de la verticale. La sustentation des organes splanchniques est néanmoins assurée par la présence des os marsupiaux (très développés chez ces animaux) qui transforme le bassin en une sorte de corbeille. C'est probablement en raison de la présence et du grand développement des os marsupiaux que les os iliaques n'ont pas subi chez le Kanguroo la modification caractéristique de l'adaptation à l'attitude verticale.

ricoles à attitude renversée, le poids de la masse viscérale s'exerçant surtout sur les parties postérieures du bassin, ce sont ces dernières qui ont pris un développement considérable, alors que les parties ventrales, ne jouant aucun rôle dans la sustentation des viscères abdominaux, se sont réduites (diminution d'épaisseur de la symphyse pubienne).

Le Cholœpus représente à ce point de vue un stade d'évolution moins avancé que les deux autres genres.

B. — Appareil musculaire.

1° *Augmentation de volume des muscles en rapport avec le déploiement de force musculaire nécessitée par le grimpement.*

Les muscles qui jouent dans le grimpement un rôle physiologique important acquièrent chez les arboricoles suspendus un volume en rapport.

Ne pouvant les passer tous en revue, nous nous contenterons d'étudier à ce point de vue le sus-épineux des Paresseux, qui, dans la propulsion du corps, joue un rôle de premier ordre et entraîne des modifications squelettiques importantes et caractéristiques des animaux de ce groupe.

Contrairement à ce qui se passe chez les Anthropoïdes, animaux également arboricoles, et chez l'Homme, dont l'origine arboricole n'est pas niable, la fosse sus-épineuse est constamment, chez les Paresseux, à quelque genre qu'ils appartiennent, plus étendue que la fosse sous-épineuse.

Les quelques chiffres suivants extraits de mon mémoire de 1909 (1) expriment les dimensions relatives vraiment considérables de la fosse sus-épineuse chez trois Paresseux :

	Largeur de la fosse sus-épineuse le long du bord dorsal.	Largeur de la fosse sous-épineuse le long du bord dorsal.
Cholœpus (n° 1874-48)............	43	24
Hemibradypus....................	36	28
Bradypus (n° A. 3116)............	45	25

Les Bradypes possèdent, en outre, ainsi que les Myrmecophagidæ, leurs proches parents, secondairement adaptés semble-

(1) R. Anthony : n° 28. C'est par erreur que dans ce mémoire le chiffre 30 figure à la place de 36 (Tableau de la page 215, Hemibradypus).

t-il à la vie fouisseuse, un trou coracoïdien fermé par un large pont osseux.

Ces deux caractères me paraissent être en connexion morphogénique très étroite l'un avec l'autre et doivent, à mon avis, être en rapport avec l'étendue de la surface d'insertion du muscle sus-épineux. Le rôle de ce dernier muscle semble incontestablement être d'élever le bras en tendant à placer son axe parallèlement à celui de la tête et du cou.

On sait combien les mouvements de ce genre sont importants chez les animaux arboricoles, et il suffit de se reporter aux photographies de Muybridge ou à celles de mon mémoire de 1907 (1) sur les attitudes et la locomotion des Paresseux pour se rendre compte du rôle important qu'ils jouent dans la progression de ces animaux. D'une façon générale, les muscles sus et sous-épineux ont dans la locomotion des arboricoles, et en particulier dans celle des Paresseux, un rôle prépondérant : d'une part, leur action doit être extrêmement puissante, puisque c'est en grande partie à eux qu'est dévolu, à un certain moment du pas, le rôle de ramener le corps tout entier (or, on le sait, la puissance d'un muscle est en rapport avec sa section transversale ; dans le cas particulier des muscles sus et sous-épineux, la section transversale maxima répond exactement à la surface d'insertion) ; d'autre part, pour pouvoir amener l'axe du bras dans une position aussi parallèle que possible à celui de la tête et du cou, le muscle sus-épineux doit avoir des fibres insérées aussi en avant que possible de l'acromion : ce sont ces deux raisons qui font que d'une part les omoplates sont extrêmement larges dans le sens transversal et que d'autre part les limites de la fosse sus-épineuse dépassent le niveau du trou coracoïdien qui, livrant passage à un nerf assez important, peut être considéré comme une sorte de point fixe.

2° *Dispositions spéciales des muscles en rapport avec la diminution d'amplitude des mouvements articulaires*

Ainsi que nous l'avons vu plus haut, un des caractères les plus importants des membres des Bradypes est la diminution d'amplitude des mouvements articulaires (flexion et extension limitées).

(1) R. Anthony : n° 25.

A cette particularité physiologique, à laquelle correspondent, comme on l'a vu, des dispositions squelettiques particulières, répondent également des dispositions spéciales des muscles.

Diverses observations d'anatomie comparée montrent que, lorsqu'une articulation diarthrodiale est constituée par deux surfaces articulaires sensiblement égales et qu'elle n'est par conséquent le siège que de mouvements de glissement, à l'exclusion de mouvements angulaires appréciables, cette articulation n'est ordinairement pas commandée par des muscles s'insérant par chacune de leurs extrémités sur chacun des os en contact ; il n'existe, en effet, dans aucun groupe, de muscles moteurs propres des articulations intercarpiennes ou intertarsiennes.

En conséquence, lorsque, chez un animal, une articulation qui donne chez d'autres animaux des mouvements angulaires appréciables tend à devenir une articulation par glissement, ses muscles moteurs habituels, ou bien tendent à disparaître, anatomiquement parlant, et cela par voie d'atrophie, ou bien, se prolongeant au delà leurs insertions, tendent à l'isoler en quelque sorte, et cela d'autant plus que l'amplitude des mouvements est moindre.

1°. — Exemple de disparition de muscles. — Absence des muscles interosseux palmaires des doigts chez l'Aï.

Les muscles interosseux palmaires, qui sont considérables chez l'Homme et chez les Singes où ils commandent aux mouvements des articulations métacarpo-phalangiennes et interphalangiennes, n'existent pas chez l'Aï, et cette disposition paraît être en rapport avec l'ankylose des articulations en question chez cet animal.

Ils existent, au contraire, chez l'Unau qui possède même aussi un manieux également disparu chez l'Aï.

2°. — Exemple d'isolement d'une articulation. — L'isolement de l'articulation de l'épaule chez les Paresseux.

Les mouvements de l'articulation scapulo-humérale des Paresseux sont relativement si limités et les os en contact tendent à conserver d'une façon si permanente leurs rapports, tous les mouvements du membre antérieur paraissant s'effectuer par le déplacement de l'épaule sur le thorax, que cette articulation

se trouve en quelque sorte éliminée, les muscles tendant à passer, si l'on peut dire, par-dessus elle.

C'est ainsi que chez l'Unau, le muscle pectoral superficiel envoie un de ses faisceaux, celui auquel nous avons, dans un travail antérieur, donné le nom de faisceau épisternal (1), s'insérer au radius après s'être confondu avec le tendon du biceps. Chez ce même animal, un faisceau antérieur du deltoïde va également rejoindre le tendon distal du biceps, de telle sorte que ce muscle, auquel manque d'ailleurs le court chef huméral qu'il possède chez l'Homme, est, avec son long chef, qui part du scapulum, un véritable triceps. Ajoutons que le biceps de l'Unau présente, en outre, un faisceau d'anastomose avec le brachial antérieur.

Ce dernier comprend deux faisceaux, l'un qui part du biceps, comme il vient d'être dit, l'autre qui s'insère du côté proximal à la partie inférieure et antérieure de l'humérus.

La disposition de ces faisceaux partant du thorax et de l'épaule pour aller au radius indique à coup sûr une réduction dans le fonctionnement de l'articulation scapulo-humérale, l'avant-bras se mouvant surtout, comme il a été dit, directement par rapport au thorax, le bras restant à peu près immobile.

Chez le Paresseux à collier, cet appareil musculaire est plus particulier encore.

Le muscle pectoral superficiel s'insère, comme chez les autres Mammifères, uniquement à l'humérus, sans envoyer de faisceau de renforcement au biceps, mais ce dernier reçoit toujours un faisceau deltoïdien. Il possède d'ailleurs ses deux chefs habituels dont un seul, comme on l'a vu, existe chez l'Unau; mais le chef scapulaire, probablement étouffé, si l'on peut dire, le long de l'humérus, s'insère simplement par des fibres tendineuses sur cet os sans atteindre le scapulum.

Le brachial antérieur est plus développé que chez l'Unau et tend, fait remarquable, à remplacer le biceps fonctionnellement; il comprend deux faisceaux, l'un s'insérant à la partie inférieure et antérieure de l'humérus comme normalement, l'autre remontant par un long tendon jusqu'au scapulum où,

(1) Voy. R. Anthony : n° 8.

après avoir passé entre les deux faisceaux du biceps, il s'insère au lieu d'insertion habituel de ce dernier muscle.

Chez l'Aï, enfin, la disposition musculaire du biceps et de ses faisceaux de renforcement est à peu près identique à celle du Paresseux à collier.

3° Éloignement des insertions musculaires des centres articulaires.

Dans les trois genres de Paresseux, le vaste externe du triceps brachial s'attache, comme cela arrive habituellement chez les Quadrupèdes, sur le large tendon du grand dorsal.

Chez tous également, l'ensemble des muscles venant du tronc et de l'épaule s'insèrent particulièrement bas sur l'humérus.

Chez l'Unau, on constate, pour l'articulation radio-humérale, quelque chose de très analogue à ce qui a été vu pour l'articulation précédente. Les muscles rond pronateur et surtout long supinateur remontent leurs insertions très haut sur l'humérus, et ceci est particulièrement vrai pour ce dernier muscle, qui remonte le long de l'os du bras jusqu'à prendre des insertions sur la crête d'insertion du deltoïde ; distalement ce muscle s'insère avec le rond pronateur d'ailleurs par une forte aponévrose tout le long du bord antéro-externe du radius, rapprochant ainsi ses insertions de l'articulation et tendant en quelque sorte à se placer symétriquement comme la barre horizontale d'un A par rapport aux deux branches de l'angle osseux.

Chez le Paresseux à collier et chez l'Aï, la disposition est sensiblement la même. Mais, chez ces animaux, le rond pronateur remonte beaucoup moins haut le long de l'humérus.

Cette disposition spéciale, que l'on constate aussi dans les muscles du membre postérieur de tous les Quadrupèdes marcheurs dont l'articulation du genou est également d'extension limitée, est particulièrement favorable au déploiement de force imposé par les nécessités de la vie arboricole, mais est nécessairement en rapport avec une moindre amplitude de mouvement.

4° Dispositions musculaires réalisant la transformation des membres des Paresseux en crochets permanents. Atrophie des extenseurs. — Hypertrophie des fléchisseurs.

En raison du fait que pratiquement les Paresseux vivent d'une façon constante accrochés aux branches des arbres, leurs muscles fléchisseurs, soumis à un fonctionnement continu, ont pris un développement considérable alors que leurs extenseurs se sont au contraire atrophiés faute d'usage.

Nous nous bornerons, et à titre d'exemple, à étudier la disposition de ces muscles dans le membre antérieur de ces animaux.

Il convient de prendre comme base de cette étude un animal à main préhensile, chez lequel, par conséquent, les différentes articulations du poignet, des métacarpiens avec les phalanges et des phalanges entre elles sont extrêmement mobiles, et chez lequel, par conséquent, les muscles extenseurs et fléchisseurs, ayant un rôle fonctionnel important, peuvent être considérés comme particulièrement puissants et également bien développés.

Les Primates, dont l'anatomie est bien connue et dont la main, organe de préhension parfait, a toutes les articulations mobiles, nous paraissent se prêter extrêmement bien, pour l'extrémité antérieure, à cette étude comparative.

Nous allons voir quelle est la disposition des différents muscles fléchisseurs et extenseurs de la main chez les différents Paresseux en les comparant à ceux des Primates préhenseurs et en particulier de l'Homme.

A. Unau.

1° Muscles fléchisseurs.

Les muscles fléchisseurs de l'Unau rappellent sensiblement, par leur disposition, sinon toujours par la position précise de leurs insertions, ceux des Primates préhenseurs.

A. *Muscles fléchisseurs propres du poignet.* — Comme chez les Primates préhenseurs, de toutes les articulations transversales de la main, le poignet seul présente des muscles propres. Ces muscles sont les suivants (1) :

M. grand palmaire;

(1) Il n'est, bien entendu, pas question ici des muscles long supinateur et rond pronateur, qui s'insèrent par un tendon aponévrotique commun sur le bord antérieur du radius.

M. petit palmaire (pars) ;

M. cubital antérieur.

1° *M. grand palmaire.* — Ce muscle d'apparence pennée, partant de l'épitrochlée, se transforme, après un tiers de son trajet environ, en tendon. Ses fibres musculaires se confondent d'une part avec celles du rond pronateur, d'autre part avec celles du fléchisseur commun. Son insertion distale se fait sur l'apophyse du scaphoïde. Il est donc fléchisseur du poignet.

2° *M. petit palmaire.* — Le muscle petit palmaire de l'Unau est particulier et relativement compliqué.

Il comprend trois faisceaux. Ces trois faisceaux, plus ou moins confondus à leur origine, partent de l'épitrochlée, en arrière du grand palmaire, où ils s'insèrent par des fibres musculaires ; à peu près au même niveau que le grand palmaire, il se transforme en tendon.

De ces trois faisceaux, l'un, interne et superficiel, se divise, un peu au-dessus du poignet, en deux tendons qui vont s'insérer sur les coulisses servant aux tendons du fléchisseur commun. Il joue le rôle d'un véritable muscle fléchisseur superficiel.

Le second faisceau, situé immédiatement en dessous du précédent et un peu en dehors, s'insère au tendon annulaire du carpe.

Le troisième enfin, nettement externe, s'insère à l'extrémité inférieure du cubitus et au tendon annulaire du carpe.

3° *M. cubital antérieur.* — Le muscle cubital antérieur présente chez les Mammifères où il est bien développé deux faisceaux : un faisceau sous-épitrochléen et un faisceau cubital. Le faisceau cubital, le seul qui existe chez l'Unau, s'insère le long du bord postérieur de cet os et par un tendon au pisiforme.

Quant au faisceau sous-épitrochléen, il semble qu'on puisse considérer le troisième faisceau du petit palmaire comme son équivalent morphologique.

B. *Muscles fléchisseurs communs à plusieurs séries transversales d'articulations.*

Ces muscles sont au nombre de deux chez l'Unau comme chez les Primates préhenseurs :

Le fléchisseur superficiel ;

Le fléchisseur commun profond.

1° *M. Fléchisseur superficiel.* — Le fléchisseur superficiel, qui, chez les animaux où il atteint son complet développement, s'appelle également le perforé, parce que ses tendons sont perforés par ceux du muscle profond, est, chez l'Unau, extrêmement réduit : c'est un tout petit muscle commençant sur le tendon du fléchisseur profond un peu au-dessous du milieu de l'avant-bras. Son tendon, après avoir pris des adhérences au ligament annulaire du poignet, se résout en deux branches inégales de diamètre qui confondent leurs insertions avec celles du petit palmaire sur les coulisses des doigts.

2° *M. fléchisseur commun profond.* — Ce dernier est au contraire un muscle extrêmement puissant, s'insérant sur les moitiés proximales du radius et du cubitus et présentant d'importantes connexions avec les muscles de la couche superficielle. Il se réduit en une masse tendineuse considérable qui, passant sous le ligament annulaire du poignet, se divise en deux tendons très gros, très forts, mais inégaux, qui vont s'insérer à la tête des phalanges unguéales.

A ce muscle fléchisseur profond se rattachent des *lombricaux*.

Ils sont au nombre de deux, partant l'un et l'autre à peu près du point d'origine du tendon du doigt, et sont formés de longues fibres musculaires parallèles.

L'interne prend son insertion distale à la tête de la deuxième phalange du côté de la face d'extension, et le second descend jusqu'au point de terminaison du tendon extenseur où il s'insère.

Le fléchisseur propre du pouce, qui existe chez l'homme, n'existe pas chez l'Unau. Il a vraisemblablement disparu en même temps que le doigt auquel il se rattachait.

2° Muscles extenseurs.

Comme nous l'avons vu plus haut, l'Unau représente un stade beaucoup moins avancé que les autres Paresseux de spécialisation à la suspension arboricole : il a conservé l'intégrité à peu près absolue de ses mouvements articulaire post-métacarpiens, aussi la disposition de ses extenseurs se rapproche-t-elle aussi, à part les modifications dues à la diminution numérique de la

série digitée, encore sensiblement de celle qu'on observe chez les animaux à main préhensile ; de plus, au point de vue du volume et de l'importance, les extenseurs s'écartent moins des fléchisseurs qu'ils ne le font chez les autres Paresseux.

A. *Muscles extenseurs propres du poignet.* — Ces muscles sont les suivants :

M. adducteur de la main ;

M. radiaux ;

M. cubital postérieur.

1° *M. adducteur de la main.* — Ce muscle correspond exactement au long abducteur du pouce de l'Homme ; mais chez l'Unau, en raison de la réduction du premier doigt et de sa synostose plus ou moins précoce avec le deuxième, il est en réalité un adducteur de toute la main.

Fig. 42. — Coupe transversale de la main au niveau des métacarpiens chez l'Unau : en noir, les os ; en grisé, les fléchisseurs (profond et superficiel) ; en blanc, les extenseurs (1er radial — extenseur propre du 2e doigt — extenseur commun — extenseur propre du 3e doigt). — *Nota* : erreur à corriger : la numération des rayons digités doit se lire 1. 2. 3. au lieu de 2. 3. 4.

Il s'insère, d'une part, sur le bord externe du cubitus, sur ses 4/5 moyens à peu près, et, d'autre part, à la tête du premier rayon digité. C'est un muscle penné dont le tendon situé le long de son bord radial commence un peu au-dessus de la partie moyenne du muscle, et, dont les fibres musculaires s'arrêtent, chez un animal adulte, à deux ou trois centimètres de l'articulation distale. Il recouvre en les croisant les tendons des muscles radiaux.

2° *M. radiaux.* — Ces muscles, que l'on pourrait dénommer également muscles extenseurs radiaux, sont au nombre de deux et répondent exactement aux muscles radiaux de l'Homme et des Singes.

Ils s'insèrent en haut à la crête épicondylienne, en dessous du long supinateur et à la partie moyenne du bord dorsal du radius ; passant sous le muscle adducteur de la main, ils vont s'insérer par de longs tendons, le premier à l'extrémité distale du métacarpien du doigt 2 (et c'est là une différence avec ce que

l'on observe dans la main des Primates préhenseurs où le premier radial s'insère à la tête du deuxième métacarpien), le second à la tête du troisième métarcapien. Ce sont également des muscles pennés dont les tendons remontent jusqu'à la réunion du tiers proximal avec les deux tiers distaux de l'avant-bras et dont les dernières fibres musculaires s'arrêtent à la réunion du quart distal avec les trois quarts proximaux de ce segment.

Le premier des radiaux, en raison du prolongement distal de son insertion, tend évidemment, par le fait d'une suppléance remarquable, à se rapprocher du type des extenseurs communs à plusieurs articulations.

3° *M. cubital postérieur.* — Ce muscle, qui correspond au cubital postérieur de l'Homme, ne paraît pas cependant remonter jusqu'à l'épicondyle. Son insertion supérieure se fait simplement à la région externe de l'extrémité supérieure du cubitus. Distalement, il s'insère par un tendon à la tête du 5ᵉ métatarsien.

C'est un muscle très grêle, fusiforme, et dont les dernières fibres musculaires s'arrêtent au niveau de l'extrémité distale du cubitus.

Cette courte description permet de se rendre compte que les muscles moteurs spéciaux du poignet présentent chez l'Unau un type d'organisation très voisin de celui qui s'observe dans les mains préhensiles des Primates, ce dont on ne saurait s'étonner étant donnée la liberté de mouvements que présente le poignet de cet animal.

Il convient d'insister cependant sur ce fait que le premier radial, par le prolongement de son insertion jusqu'à l'extrémité distale du métacarpien du doigt 2, tend manifestement à s'écarter du type des muscles moteurs du poignet seul et à se rapprocher de celui des muscles moteurs de plusieurs articulations, ce qui est un début de la disposition morphologique spéciale caractérisant les animaux plus profondément adaptés à la suspension.

B. *Muscles moteurs communs à plusieurs articulations.* — Ces muscles sont les suivants :

M. extenseur propre du deuxième doigt ;

M. extenseur commun des deux doigts ;

M. extenseur propre du troisième doigt ;

M. interosseux. Communs à toutes les articulations situées distalement par rapport au poignet.

1° *M. extenseur propre du deuxième doigt.* — Ce muscle s'insère du côté proximal le long du cubitus, en dehors de l'adducteur de la main, et distalement par un tendon à l'extrémité proximale de la première phalange du doigt 2. Il contribue, en somme, à l'extension du poignet et de la première phalange sur le métacarpien.

2° *M. extenseur commun des deux doigts.* — Ce muscle penné et à tendon profond, qui s'insère du côté proximal à l'épitrochlée, est encore, chez l'Unau, assez vigoureux. Il remonte à peu près jusqu'à l'union du tiers proximal avec les deux tiers distaux de l'avant-bras.

Un peu au-dessous du métacarpien, son tendon se divise en deux branches inégales au point de vue des dimensions transversales, la plus considérable étant celle qui correspond au doigt 3 qui, chez le *Cholœpus* comme chez les formes ancestrales pentadactyles (*Hapalops*), est toujours d'ailleurs le plus gros.

Chacune de ses branches s'insère distalement à la région antérieure de l'extrémité proximale de la troisième phalange. Ce muscle fonctionne évidemment comme l'extenseur commun des doigts des Mammifères préhenseurs ou marcheurs.

3° *M. extenseur propre du troisième doigt.*

Ce muscle, extrêmement grêle, semble être une simple division du précédent.

Comme l'extenseur propre du deuxième doigt, il s'insère distalement à l'extrémité supérieure de la première phalange. Il est donc extenseur du poignet et de la première phalange du troisième doigt sur le métacarpien.

4° *M. interosseux.*

Le groupe des interosseux est, chez l'Unau, extrêmement important et compliqué, il se compose :

1° D'un muscle manieux accessoire des interosseux et s'y rattachant peut-être au point de vue morphologique ;

2° De trois interosseux dorsaux ;

3° D'un interosseux palmaire.

α. *M. manieux.* — Le manieux de l'Unau s'insère du côté proximal à la région moyenne du carpe et à l'anneau fibreux qui recouvre et englobe le tendon des extenseurs. Musculaire dans presque toute son étendue, plat et mince, il se divise près de son extrémité distale en deux tendons qui vont renforcer respectivement les deux tendons de l'interosseux médian.

β. *M. interosseux dorsaux.* — Ces muscles sont au nombre de trois :

Les muscles interosseux interne et externe sont pennés et s'insèrent du côté proximal par des fibres musculaires sur les faces en regard du premier et du deuxième rayon digité pour l'interne, du quatrième et du troisième rayon digité pour l'externe.

Leurs tendons, qui débutent sensiblement à la hauteur de l'articulation métacarpo-phalangienne, viennent à peu près au niveau de la deuxième phalange renforcer le tendon de l'extenseur commun des deux doigts.

Le muscle interosseux médian s'insère du côté distal, sur les faces en regard des métacarpiens des doigts 2 et 3. Il se divise en deux tendons qui vont renforcer, l'un le tendon extenseur du deuxième doigt, l'autre le tendon extenseur du premier doigt, après avoir reçu l'un et l'autre le tendon du manieux.

γ. *M. interosseux palmaire.* — Ce muscle, qui pourrait tout aussi bien être qualifié de lombrical, part, par un tendon filiforme et très grêle, non de la face interne du métarcarpien, comme les interosseux palmaires habituels, mais bien du bord interne du tendon fléchisseur du deuxième doigt ; de là, devenu presque aussitôt musculaire, il passe, en se dirigeant obliquement, entre les deux doigts et vient enfin se terminer par un long tendon sur celui de l'extenseur du troisième doigt.

B. Paresseux à collier.

Notre description n'a malheureusement pu être basée que sur une seule dissection d'un individu nouveau-né.

1° Muscles fléchisseurs.

Ces muscles paraissent, autant que nous avons pu en juger, sensiblement les mêmes que chez l'Aï, dont nous étudierons plus

loin les dispositions anatomiques ; il n'y a donc pas lieu de leur consacrer un chapitre spécial.

On peut seulement signaler la gracilité particulière du tendon du fléchisseur commun destiné au doigt 4. Ce tendon n'existe d'ailleurs pas chez l'Unau, puisque le doigt auquel il correspond est lui-même absent.

2° Muscles extenseurs.

Pour bien comprendre la disposition de la masse des extenseurs chez les Paresseux tridactyles, il est indispensable de se rappeler tout d'abord ce que nous avons dit à propos de la constitution du squelette de l'extrémité antérieure de ces animaux. Contrairement à ce qui se passe chez le *Cholœpus*, où toutes les articulations conservent, toute la vie durant, leur mobilité, l'extrémité antérieure des Paresseux tridactyles adultes n'est guère mobile qu'en deux régions :

1° Au niveau du poignet;

2° Au niveau des articulations des deuxièmes phalanges avec les troisièmes.

A ces dispositions osseuses répondent les dispositions musculaires suivantes :

1° Les muscles moteurs du poignet sont peu différents de ce qu'ils sont chez l'Unau.

2° Les muscles moteurs communs à plusieurs articulations tendent à disparaître et ce processus est plus avancé chez l'Aï que chez le Paresseux à collier.

3° Il se constitue enfin, par différenciation des muscles déjà existant un groupe très important de muscles moteurs spéciaux de l'articulation de la deuxième et de la troisième phalange.

Nous n'avons malheureusement pas pu nous procurer de Paresseux à collier adulte muni de ses parties molles, et, pour ces études anatomiques, nous avons été obligé, comme nous venons de le dire, de nous contenter du seul exemplaire nouveau-né de la Station physiologique du Collège de France (1). Il faut donc tenir compte des différences individuelles possibles.

(1) Voy. R. Anthony, n° 23 et 25.

De plus, les dispositions anatomiques que nous avons observées ne sont peut-être pas d'une façon certaine celles de l'adulte. Mais, s'il est certaines dispositions qui peuvent se modifier avec l'âge, telles que la longueur relative du muscle et du tendon par exemple, il en est d'autres que mes études de myologie antérieures m'obligent à considérer comme restant à peu près immuables depuis la naissance ; ce sont notamment celles qui concernent la position de la plupart des insertions musculaires.

A. *Muscles extenseurs propres à chacune des séries transversales d'articulations.*

Comme il l'a été dit, ces muscles comprennent chez le Paresseux à collier deux groupes :

α. Les M. moteurs propres du poignet ;

β. Les M. moteurs propres de l'articulation de la deuxième avec la troisième phalange.

α. *Muscles moteurs propres du poignet.* — Ces muscles sont les suivants :

M. adducteur de la main ;

M. radial ;

M. cubital postérieur.

1° *M. adducteur de la main.* — Ce muscle est très voisin de celui de l'Unau, bien que son insertion proximale remonte sensiblement moins haut le long du cubitus.

2° *M. radial.* — Nous avons vu que chez l'Unau les radiaux existaient très bien développés et nettement individualisés comme dans la main préhensile. Chez notre exemplaire de Paresseux à collier il n'existe qu'un seul radial s'insérant à la tête du troisième métacarpien. De plus, ce muscle s'insère seulement à la crête épicondylienne, n'ayant aucune insertion sur le radius.

Ce muscle unique résulte-t-il de la fusion des deux radiaux, comme cela paraît exister chez beaucoup d'autres Mammifères ? Le premier radial a-t-il au contraire disparu ? C'est une question que pour le moment nous ne saurions décider.

3° *M. cubital postérieur.* — Ce muscle, très semblable à celui de l'Unau, paraît être cependant un peu moins grêle.

β. *Muscles moteurs propres de l'articulation de la deuxième phalange avec la troisième.*

M. interosseux. — Chez le Paresseux à collier l'appareil interosseux acquiert, tout en se simplifiant, une puissance extrêmement considérable, ainsi qu'il nous a semblé, du moins, d'après l'exemplaire jeune et en assez mauvais état que nous avons eu sous les yeux. Il est très voisin de celui de l'Aï ; nous renvoyons pour sa description à celle que nous allons donner de l'appareil musculaire de ce dernier animal.

B. *Muscles extenseurs communs à plusieurs articulations.*

Muscle extenseur propre du deuxième doigt.

Muscle extenseur propre du troisième doigt.

1° *M. extenseur propre du deuxième doigt.* — Ce muscle est très semblable à celui de l'Unau, s'insérant distalement comme lui à la première phalange du deuxième doigt par un tendon grêle et arrondi.

La forme et l'insertion distale de ce muscle doit être considérée comme vraiment remarquable, si l'on songe surtout que chez le Paresseux à collier adulte les mouvements de la main sont localisés, comme chez l'Aï, au poignet et dans l'articulation de la deuxième phalange avec la troisième.

Ce dernier a une disposition du muscle extenseur propre du deuxième doigt très différente de celle qui existe chez l'Hemibradypus.

Il y a donc chez le Paresseux à collier une disposition rappelant le Cholœpus et qu'on ne peut s'expliquer que par ce fait que cet animal, essentiellement différent de l'Aï, est moins spécialisé que lui pour la suspension arboricole.

2° *M. extenseur commun des doigts.* — Ce muscle, très semblable à celui de l'Unau, s'en rapproche surtout d'une façon remarquable par la grosseur de son corps musculaire, qui est au contraire très réduit chez l'Aï. Son tendon se divise en deux branches destinées aux doigts 2 et 3 ; le doigt 4 en est dépourvu.

3° *M. extenseur propre du quatrième doigt.* — Ce muscle est très semblable à l'extenseur propre du troisième doigt de l'Unau, mais s'en distingue par un corps musculaire plus considérable, tendant de ce fait à se rapprocher de son homologue chez l'Aï.

Au lieu de s'insérer, comme chez l'Unau, à la première phalange du doigt 3, il s'insère à la première phalange du doigt 4.

C. Aï.

1° Muscles fléchisseurs.

Ce qui caractérise d'une façon générale les muscles fléchisseurs de l'Aï et à un moindre degré ceux du Paresseux à collier, c'est leur volume et leur puissance considérables. Ils se distinguent essentiellement, à ce point de vue, de ceux de l'Unau, qui se rapproche au contraire, à cet égard, des arboricoles préhenseurs.

A. *Muscles fléchisseurs propres à chacune des séries transversales d'articulations.*

Chez l'Aï le poignet seul présente des muscles propres. Ces muscles sont les mêmes que chez l'Unau :

M. grand palmaire ;

M. petit palmaire ;

M. cubital postérieur ;

1° *M. grand palmaire.* — Ce muscle est penné, puissant, partant de l'épitrochlée. Il contracte sur son trajet des adhérences avec le fléchisseur commun. Il se termine par un fort tendon qui s'insère à la fois sur le ligament annulaire du poignet et sur la tête du premier rayon digité.

2° *M. petit palmaire.* — C'est un muscle relativement réduit, qui ne présente ni la duplication ni la force celui de l'Unau. Il s'insère également à l'épitrochlée et, après un tiers environ de son trajet, il se résout en un tendon mince qui va s'insérer au tubercule du scaphoïde. Le long supinateur envoie de ses fibres sur un tendon aponévrotique faisant partie de l'aponévrose de l'avant-bras et qui, suivant le tendon du petit palmaire, va s'insérer à côté de lui sur l'anneau fibreux du poignet.

3° *M. cubital antérieur.* — Le muscle cubital antérieur est un muscle penné, présentant à la fois des insertions cubitales et des insertions épitrochléennes ; il va s'insérer distalement, par un fort tendon, au pisiforme.

B. *Muscles fléchisseurs communs à plusieurs séries transversales d'articulations.* — Il n'y a, chez l'Aï, qu'un muscle répondant à ce paragraphe. C'est le fléchisseur commun, répondant au fléchisseur commun profond des autres Mammifères. C'est un

muscle extrêmement fort et puissant s'insérant à la fois à l'épitrochlée et aux os de l'avant-bras. Par ses faces latérales il contracte des adhérences avec les palmaires et le rond pronateur. Ses trois tendons, extrêmement puissants, s'insèrent à la tête des phalanges unguéales, après avoir passé dans des coulisses digitales.

Il n'y a pas traces de lombricaux.

Les interosseux palmaires, comme nous le verrons plus loin, sont également absents.

2° Muscles extenseurs.

Les muscles extenseurs de l'Aï sont remarquables par leur réduction excessive qui contraste avec le développement considérable de leurs fléchisseurs.

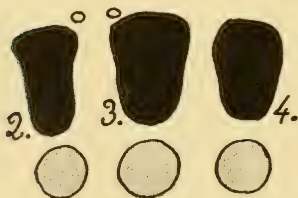


Fig. 43. — Coupe transversale de la main au niveau des métacarpiens chez l'Aï : en noir, les os ; en grisé, les fléchisseurs (fléchisseur commun) ; en blanc, les extenseurs (extenseur commun).

A. *Muscles extenseurs propres à chacune des séries transversales d'articulations.*

Comme chez le Paresseux à collier, ces muscles peuvent être divisés en deux groupes :

α. Les muscles moteurs propres du poignet ;

β. Les muscles moteurs propres de l'articulation de la deuxième avec la troisième phalange.

α. *Muscles moteurs propres du poignet.*

Ces muscles sont les suivants :

M. adducteur de la main ;

M. radial ;

M. cubital postérieur.

1° *M. adducteur de la main.* — Ce muscle est très semblable à son homologue chez le Paresseux à collier. (Voy. fig. 44-5.)

2° *M. radial.* — Ce muscle, qui correspond aux deux muscles radiaux de l'Homme et des Singes, est également très semblable, à tous les points de vue, à son homologue chez le Paresseux à collier. Après avoir passé sous le muscle précédent et

dans une profonde gouttière du radius, il s'insère à la tête du métacarpien 3. (Voy. fig. 44-2.)

3° *M. cubital postérieur.* — Ce muscle est également très semblable à celui des Paresseux à collier.

A cette liste il convient d'ajouter, pour l'Aï, deux autres muscles :

M. extenseur propre du deuxième doigt;

M. extenseur propre du quatrième doigt.

Chez l'Unau et chez le Paresseux à collier, ces muscles sont des extenseurs communs au poignet et à l'articulation métacarpo-phalangienne.

Chez l'Aï, par le fait de la soudure précoce des différentes articulations de la main, par le fait aussi de l'ascension de leurs insertions, ils deviennent des extenseurs exclusifs du poignet.

4° *M. extenseur propre du deuxième doigt.* — Ce muscle, qui répond par sa localisation aux muscles long extenseur du pouce et extenseur propre de l'index de l'Homme, est identique par son insertion proximale à son homologue chez le Paresseux à collier. Musculaire jusqu'au delà du poignet, il se transforme chez l'Aï, le long du bord radial, en un tendon large, mince et plat, qui s'insère, sur la partie moyenne de la main, sur les rayons digités 3 et surtout 2. Par son insertion distale le muscle extenseur propre du deuxième doigt est donc très différent chez les deux Paresseux tridactyles. (Voy. fig. 44-7.)

5° *M. extenseur propre du quatrième doigt.* — Il s'insère à l'épicondyle, et, après avoir pris quelques insertions sur la partie moyenne du radius et le tendon du long extenseur commun, il se termine par un tendon court mais large et plat sur le corps du quatrième métacarpien. Il correspond à l'extenseur du petit doigt de l'Homme, et, par la direction de ses fibres, contribue à l'abduction de la main. Il est remarquable par sa grosseur qui dépasse encore celle de son homologue chez le Paresseux à collier. (Voy. fig. 44-3.)

Ce qui caractérise en somme ces deux muscles chez l'Aï c'est :

1° Un volume assez considérable, les mouvements d'extension de la main sur l'avant-bras étant très importants.

2° Ce fait que ces muscles, qui chez les animaux doués de préhension vont jusqu'aux phalanges unguéales, s'arrêtent ici à la partie moyenne des rayons digités synostosés. Ce fait est dû très certainement à l'ankylose des différentes articulations interphalangiennes.

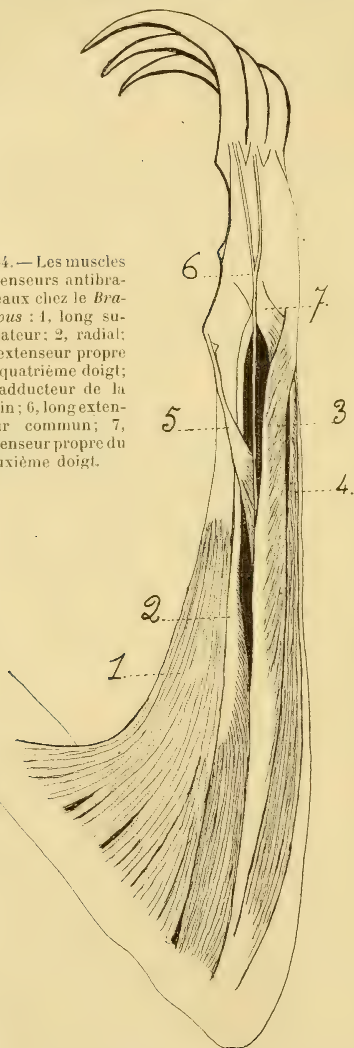


Fig. 44. — Les muscles extenseurs antibrachéaux chez le *Bradypus* : 1, long supinateur ; 2, radial ; 3, extenseur propre du quatrième doigt ; 5, adducteur de la main ; 6, long extenseur commun ; 7, extenseur propre du deuxième doigt.

β. *Muscles moteurs propres de l'articulation de la deuxième avec la troisième phalange.*

M. interosseux. — Ce qui caractérise le système interosseux de l'Aï, ainsi d'ailleurs que celui du Paresseux à collier, par rapport à celui de l'Unau, c'est, d'une part, une simplification extrême, bien explicable par ce fait qu'au lieu de commander à plusieurs articulations, ces muscles ne commandent ici qu'à l'articulation de la deuxième phalange avec la troisième ; et c'est, d'autre part, un accroissement de puissance considérable, explicable aussi par ce fait que ces muscles sont les seuls à commander l'articulation

de la deuxième phalange avec la troisième qui joue un rôle si considérable dans la suspension.

Le système est en somme réduit à un groupe d'interosseux dorsaux ; le manieux et les interosseux palmaires n'existent plus.

Le groupe des interosseux dorsaux du Bradypus constitue une masse musculaire sensiblement homogène s'insérant du côté proximal, à la fois sur la face dorsale et les faces latérales en regard des rayons digités. Cette masse est pratiquement formée de trois muscles bipennés qui viennent s'insérer, par trois tendons très courts et très puissants, à la face antérieure de la tête des phalanges unguéales. (Ils sont indiqués sur la figure 44.) De ces deux faisceaux, ceux qui répondent aux doigts 2 et 3 se grossissent chacun de l'un des tendons de l'extenseur commun.

Celui du doigt 4 possède à sa surface un petit tendon argenté qui se perd dans les fibres musculaires et que je n'ai jamais vu aller jusqu'à l'extenseur commun.

Ce dernier faisceau est enfin renforcé d'un muscle interosseux supplémentaire nettement individualisé, aussi bien chez l'Aï que chez le Paresseux à collier; il s'insère du côté proximal aux faces en regard des métacarpiens 4 et 5 et vient, du côté distal, renforcer latéralement le tendon de l'interosseux le plus externe.

B. *Muscles moteurs communs des articulations de la main.*

Le groupe de ces muscles est en somme, chez l'Aï, réduit à un seul : l'extenseur commun des doigts.

M. extenseur commun des doigts : Ce muscle, si développé chez les animaux doués de préhension, est remarquable ici par sa réduction extrême. Commençant à l'épitrochlée, il se termine à l'extrémité inférieure de l'avant-bras par un tendon grêle se divisant un peu au-dessous du poignet en deux branches qui se perdent dans les tendons des muscles extenseurs propres des doigts (Voy. fig. 44, 6).

Son rôle physiologique est à peu près nul, et cela se conçoit. Chez les animaux doués de préhension il est, en effet, le fléchisseur de toutes les articulations phalango-phalangiennes. Chez l'Aï, la dernière seule de ces articulations existant au point de

vue physiologique, il est avantageusement remplacé par les extenseurs propres des doigts.

Il ressort de l'ensemble de cette description que les muscles extenseurs présentent, chez les Paresseux, une importance globale minime qui décroît de l'Unau à l'Aï, en passant par l'Hémibradype, alors qu'au contraire les fléchisseurs acquièrent une force et un développement considérables, parallèles à la régression ci-dessus indiquée des extenseurs.

Cette disposition, qui implique une flexion permanente des articles non synostosés de la main et dont nous avons constaté une amorce déjà chez les Colobes, a pour effet de transformer les membres des Paresseux, et surtout ceux de l'Aï, le plus spécialisé d'entre eux, en véritables crochets permanents.



Fig. 45. — Coupe transversale de l'extrémité antérieure de l'Homme. En noir, les rayons osseux; en grisé, les fléchisseurs (fléchisseur superficiel; fl. profond; fl. propre du doigt I); en blanc, les extenseurs (extenseur commun; ext. propre du 2e doigt; ext. propre du 5e doigt; court et long extenseurs du pouce).

Il y aurait lieu de répéter pour le membre postérieur ce qui a été dit pour l'antérieur. Et, à cette extrémité, l'atrophie des longs extenseurs est encore poussée plus loin chez l'Aï et le Paresseux à collier : ces muscles, qui chez les autres animaux, et l'Unau se conforme à ce point de vue à la règle générale, s'insèrent aux phalanges unguéales, s'arrêtent complètement chez l'Aï au cou-de-pied, devenant de simples moteurs de l'articulation tibio-tarsienne (Voy. fig. 46).

Les Chéiroptères présentent, comme les Paresseux, à leur maximum de spécialisation, une remarquable atrophie des extenseurs du membre postérieur, qu'ils doivent également à l'habitude qu'ils ont de se suspendre et qu'il convient de rapprocher de l'hypertrophie des fléchisseurs correspondants.

Chez le Pteropus par exemple, les muscles extenseurs propres à l'articulation tibio-tarsienne sont réduits au point de vue de l'importance par rapport à ce qui existe chez les arboricoles préhenseurs, les Anthropoïdes par exemple, qu'il convient ici de prendre comme termes de comparaison, étant donnée la grande mobilité de tous les articles de leur membre postérieur.

De plus, les extenseurs de l'hallux, très bien développés chez le Chimpanzé, ont subi chez le Pteropus une régression manifeste.

Les muscles extenseurs communs à toutes les articulations du pied sont, chez les Chéiroptères les plus spécialisés, à la fois réduits en nombre et en dimension. Nous savons que, chez le Chimpanzé et le Gorille, par exemple, le muscle extenseur propre de l'hallux et le muscle extenseur commun des quatre derniers doigts sont puissants et bien développés.

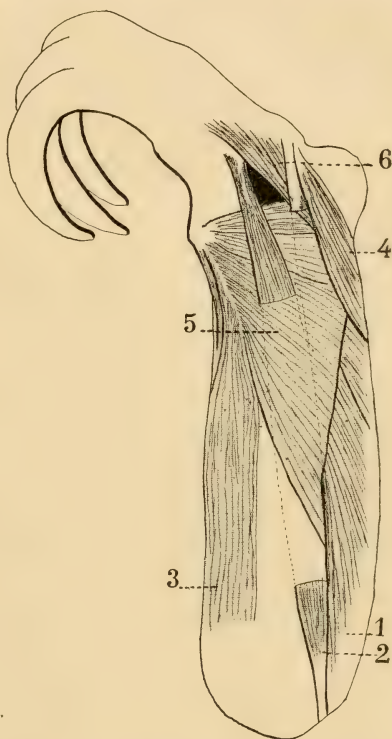


Fig. 46. — Extrémité postérieure gauche de *Bradypus* : 1, 4, 6, Muscles péroniers ; 2, Extenseur commun s'arrêtant au tarse ; 3,5, Jambier antérieur.

Le premier de ces muscles est absent chez le Pteropus. Le deuxième comprend ses quatre tendons habituels, mais très minces et se terminant par atténuation progressive avant même d'atteindre les phalanges unguéales ; ils se perdent sur la gaine fibreuse qui recouvre la face dorsale des orteils.

Par contre, les fléchisseurs sont, comme chez les Paresseux, ainsi que nous l'avons dit, extrêmement puissants.

II. — Étude de quelques caractères secondaires d'adaptation.

Nous nous bornerons ici à passer brièvement en revue quelques caractères spéciaux qui, chez les Paresseux, nous paraissent secondairement en rapport avec l'adaptation à la suspension arboricole.

1° Courbures vertébrales.

On sait que le rachis des Mammifères quadrupèdes présente essentiellement d'avant en arrière une courbure cervicale dorsalement concave, puis une grande courbure dorso-lombo-sacrée concave du côté ventral.

Chez l'Homme, pour des raisons d'équilibre nécessitées par l'adaptation à la station et à la marche bipède, il existe en outre une courbure lombaire concave dorsalement qui, comme l'a montré Cunningham (1), commence même à apparaître chez les Singes.

Les Paresseux, s'écartant à la fois à cet égard de l'ensemble des Mammifères quadrupèdes et de l'Homme, ne possèdent qu'une seule courbure rachidienne, s'étendant de l'atlas aux premières vertèbres coccygiennes, et qui est concave ventralement.

Cette forme très spéciale de leur rachis est incontestablement due à l'attitude renversée qu'ils prennent dans les arbres, suspendus par les quatre membres. Leur colonne vertébrale prend sensiblement la même forme, et cela pour les mêmes raisons, qu'une chaîne qu'on tiendrait suspendue par ses deux extrémités.

2° Articulations de la colonne cervicale.

A l'inverse des articulations des membres, celles du cou sont, chez les Paresseux, très mobiles. Leur tête (d'après nos observations sur l'Unau) paraît être sans cesse en mouvement. Cette grande mobilité de la tête semble être en rapport avec les néces-

(1) Cunningham : The lumbar curve in Man and the Apes. *Roy. Ir. Acad.* 1886.

sités de l'alimentation. Elle peut être considérée comme tenant vraisemblablement sous sa dépendance la régression des premières côtes et l'allongement du cou par augmentation du nombre des vertèbres cervicales qui en est la conséquence. Les Bradypodidæ sont, on le sait, les seuls Mammifères chez lesquels le nombre des vertèbres cervicales est quelquefois supérieur à sept. Cette augmentation du nombre des vertèbres cervicales peut être considérée de ce fait comme une conséquence éloignée de l'adaptation à la vie arboricole.

3° Longueur, forme et disposition des poils.

Dans une intéressante étude sur le revêtement pileux des Paresseux didactyles, Kemna (1) a montré que la direction des poils de ces animaux est inverse de celle qu'on observe généralement chez les autres Mammifères.

Les Mammifères quadrupèdes possèdent, on le sait, très souvent des poils longs et retombants dans les régions déclives de leur corps, c'est-à-dire sous le ventre. Chez les Cholœpes, toujours, semble-t-il, en raison de leur attitude spéciale dans les arbres, cette disposition est renversée : les poils, obéissant à l'action de la pesanteur, retombent au contraire vers le dos, qui, dans l'attitude normale, est dirigé en bas.

La forme en massue bien connue des poils des Aïs pourrait peut-être se rattacher également à cette même cause morphogénique.

Enfin, c'est toujours à cette même cause que paraît pouvoir se rattacher peut-être l'existence de la tâche à poils ras tourbillonnée et couleur de feu que présentent certains Bradypes entre les deux épaules.

On conçoit que l'action de la pesanteur tend à diriger de haut en bas et d'avant en arrière les poils de la tête et du cou, de haut en bas et d'arrière en avant ceux de la croupe et du dos. Au point de jonction de ces deux régions, qui est à peu près aussi le point où la courbe change de direction, le plus inférieur dans l'attitude normale, on conçoit qu'il puisse se

(1) Kemna : La disposition des poils chez le Paresseux didactyle (*Ann. Soc. Zool. et malac. de Belgique*, 1903).

former une véritable interférence, le tourbillon de la tache couleur de feu. Il convient cependant de faire remarquer que les poils des Aïs, étant généralement plus courts que ceux des Unaus, ne présentent pas aussi nettement le changement de direction qui caractérise ces derniers.

4° Mimétisme.

Les Bradypes enfin présentent un mimétisme remarquable. Richter (1) a montré qu'une algue verte microscopique se développait sur leurs poils, donnant à l'animal une teinte verdâtre uniforme s'harmonisant parfaitement avec la couleur de l'arbre sur lequel il vit.

Les Chauve-souris présentent aussi, on le sait, des phénomènes de mimétisme sur lesquels il serait superflu d'insister.

Avant d'en finir avec l'étude des arboricoles suspendus, il est indispensable de dire quelques mots des Reptiles volants fossiles secondaires, qui présentent avec les Chéiroptères des caractères remarquables de convergence. Comme eux, ils étaient adaptés à la locomotion aérienne par leurs membres antérieurs et probablement, les moins évalués d'entre eux au point de vue du vol en tous cas, à un certain degré de suspension arboricole par leurs membres postérieurs. W. S. Williston a cru devoir, en raison de l'état rudimentaire des griffes de certains Ptérosauriens, faire quelques réserves à cet égard.

Néanmoins, on peut faire remarquer qu'en dehors de la longueur et du recourbement des griffes, caractères constatés chez les arboricoles suspendus actuels, l'adaptation à la suspension peut aussi être réalisée par la longueur et la flexibilité des doigts, ce qui paraît précisément avoir été le cas pour les Ptérosauriens. De plus un certain nombre d'autres caractères plaident en faveur d'une adaptation à la suspension.

Les Ptérosauriens possédaient cinq doigts à l'extrémité postérieure, mais le dernier de ces doigts, c'est-à-dire le cinquième, présente toujours les caractères d'un organe en régression. Il

(1) Richter : Algen auf den Haaren der Faultiere (*Sitz. der Naturf. dem Gesell. zu Leipzig*, 1890).

a même à peu près disparu chez les Ptérodactyles. Chez certains animaux de ce groupe, le Rhamphorhynchus par exemple, le cinquième doigt raccourci se recourbait en dehors et jouait vraisemblablement le rôle de tenseur du bord postérieur de l'aile patagiale. Les autres doigts présentent une tendance marquée à l'égalisation, mais cette égalisation n'est cependant pas si parfaite que chez les Cheiroptères, ni, à plus forte raison, que chez les Paresseux.

Il ressort de cette constatation que les Ptérosauriens les moins spécialisés pour le vol devaient être, comme les Cheiroptères actuels, adaptés à la suspension arboricole. Ils devaient en tout cas être moins spécialisés qu'eux à cet égard, et certains d'entre eux au moins devaient être susceptibles en même temps d'une certaine possibilité de marche terrestre.

Par contre, l'Ornithostoma (Pteranodon), secondairement adapté, semble-t-il, au vol passif à voile, ne devait plus du tout être arboricole. Chez ce type de spécialisation extrême dans l'adaptation à la locomotion aérienne les membres postérieurs devaient uniquement jouer le rôle de gouvernail pendant le vol.

L'ADAPTATION A LA VIE ARBORICOLE TOTALEMENT OU PARTIELLEMENT RÉALISÉE PAR UNE PORTION PLUS OU MOINS ÉTENDUE DU RACHIS

Ce chapitre peut naturellement être divisé en deux sous-chapitres. Le premier comprendra l'étude des animaux déjà arboricoles par leurs extrémités et dont une partie du rachis, la queue, ne joue, au point de vue adaptatif, qu'un rôle accessoire. Ce sont, par exemple, le Caméléon parmi les Reptiles, certains Marsupiaux, le Cycloturus parmi les Édentés, certains Singes d'Amérique du groupe des Cébiens parmi les Primates.

Le second comprendra l'étude de ceux dont le rachis, en totalité ou en partie, réalise à lui seul l'adaptation arboricole. Ce sont les Ophidiens dont un très grand nombre, on le sait, vivent dans les arbres et les Hippocampes parmi les Poissons téléostéens.

1° La queue chez les animaux où l'adaptation arboricole est déjà réalisée par les extrémités.

Extérieurement, la queue de l'Atèle, par exemple, se différencie de celle des Singes à queue non préhensile par ce fait qu'elle

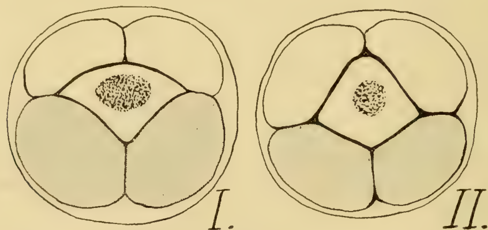


Fig. 47. — Coupe transversale de la queue au niveau de l'union du tiers antérieur et du tiers moyen : I, chez le *Cebus hypoleucus* Humb. ; II, chez le *Macacus cynomolgus* L., pour montrer chez le premier la prédominance des muscles fléchisseurs, lesquels sont indiqués par un grisé.

est dépourvue de poils le long de la partie extrême de sa face ventrale et y présente au contraire des callosités analogues à celles de la main et qui sont dues, comme ces dernières, au contact permanent avec les objets étrangers. Au point de vue

du squelette de cette région, l'Atèle se caractérise encore par un plus grand développement en largeur des vertèbres et par la présence d'os en chevrons bien développés ; chez les Singes à



Fig. 48. — *Anomalurus* de la collection de M. de Rothschild. Pour montrer les écailles de la portion antéro-supérieure ventrale de la queue.

queue non préhensile ces os en chevrons sont également présents mais rudimentaires.

Au point de vue morphogénique, le développement considé-

rable que prennent ces os chez les Cébiens peut être rapproché du processus qui détermine l'apparition et l'augmentation de volume des sésamoïdes. On sait, en effet, que ces derniers ont la même origine que les callosités cutanées et que leur présence paraît due, comme celle de ces dernières, à l'irritation déterminée par le contact permanent et la pression. C'est donc probablement à ces conditions mécaniques que se rattache chez les singes à queue préhensile l'augmentation de volume d'os qui restent rudimentaires et tendent même à disparaître chez les autres Primates.

Au point de vue musculaire, il convient de dire aussi que les muscles fléchisseurs de la queue préhensile des Cébiens sont plus développés que les extenseurs. Chez le Macaque au contraire et chez tous les Singes à queue non préhensile les deux groupes de muscles sont à peu près équivalents (Voy. fig. 47). On n'a point à s'en étonner, étant donné que ces premiers animaux ont le plus souvent la queue enroulée en spire, et cette disposition qu'ils présentent est en quelque sorte un début de celle que nous avons constatée à un plus haut degré chez les arboricoles suspendus, les Bradypes et les Chéiroptères, en ce qui concerne les extrémités.

L'adaptation de la queue à la préhensilité est parfois accompagnée, comme cela se passe chez certains Cébiens, de la régression du pouce : la queue paraît jouer alors vis-à-vis des extrémités un rôle de suppléance.

Une modification curieuse et particulière de la queue est enfin celle que présentent les Anomalures. Cette portion du rachis est munie chez eux d'écailles ventrales carénées et dont le sommet est dirigé en arrière ; ces écailles leur servent à se maintenir appliqués le long des troncs verticaux des arbres.

2° Étude des adaptations arboricoles totalement réalisées par le rachis

1° *Ophidiens.* — Les Ophidiens, qui paraissent être parmi les plus différenciés des Reptiles actuels, présentent un ensemble de caractères d'adaptation en rapport avec la reptation sur le sol et la vie arboricole. Un certain nombre d'entre eux, en effet,

vivent habituellement dans les arbres, et s'y maintiennent en les entourant à l'aide de leur corps tout entier.

Bien que l'adaptation arboricole ait chez les Ophidiens une grande importance, car il est probable que, provenant de Reptiles marcheurs terrestres, ils ont pris les caractères qui les distinguent (perte des membres et caractères secondaires qui en sont la conséquence), par le fait du mode spécial de leur existence arboricole, nous ne nous étendrons pas sur leur morphologie. Ce ne se serait que secondairement que certains d'entre eux se seraient adaptés à des modes de vie différents, tels que la reptation sur le sol ou la vie dans les eaux (Hydrophis). Ce serait secondairement aussi que les Dendrophis auraient pris ces caractères de spécialisation excessive à la vie arboricole que sont la présence des carènes sur leurs écailles ventrales, grâce auxquelles ils peuvent se déplacer en ligne directe sur les troncs des arbres, ce que ne peuvent pas faire les autres serpents. Il y a là une certaine analogie avec la disposition qui vient d'être signalée chez les Anomalures.

2° *Hippocampes*. — Il pourra peut-être sembler paradoxal aux naturalistes habitués à considérer le groupe des Poissons comme étant celui par excellence des Vertébrés nageurs d'entendre parler de Téléostéens spécialisés pour la vie arboricole.

Nombreuses sont cependant les adaptations secondaires que présentent les Téléostéens. Nous avons vu plus haut, à propos de l'Anabas et du Periophtalmus, que certains d'entre eux s'adaptent fort bien, non seulement à la marche sur le fond de l'eau, mais aussi à la marche terrestre, pouvant même accessoirement remonter le long des racines et des troncs.

On sait aussi que certains autres Poissons s'adaptent à la locomotion aérienne, qu'ils alternent avec la nage dans les eaux, comme les Dactyloptères, les Exocets et les Pantodons des eaux douces d'Afrique. D'autres réalisent par divers procédés la fixation, du moins intermittente et occasionnelle ; c'est le cas des Lépadogasters, des Remoras, des Liparis et des Cycloptères. D'autres enfin s'adaptent à une véritable vie arboricole *au sein même des eaux*, ce sont les Poissons qui dépendent de la

tribu des Hippocampiens dans la famille des Syngnathidæ.

En effet, au contraire du Periophtalmus et de l'Anabas, qui peuvent se maintenir et progresser hors de l'eau, les Syngnathidæ se sont adaptés à l'arboricolisme tout en restant essentiellement et exclusivement aquatiques. Le lecteur nous pardonnera l'abus de langage que nous nous permettons en les appelant arboricoles, et il comprendra sans doute que, quand il s'agit d'adaptation, il convient de prendre les termes dans leur plus large acception ; le mot arboricole, par exemple, doit être considéré comme s'appliquant parfaitement à des animaux qui passent leur existence dans les herbes marines qui se dressent au fond de l'eau comme la végétation qui nous entoure dans le milieu aérien, et, s'y accrochent à la façon de certains Mammifères dans les arbres. Nous verrons par la suite comment ils sont même arrivés, dans cette adaptation, à un remarquable degré de perfection qui ne leur laisse rien à envier aux plus parfaits des arboricoles terrestres.

Les Syngnathidæ sont, on le sait, caractérisés parmi les Téléostéens par un exosquelette formé d'anneaux ankylosés avec les vertèbres. Les côtes sont absentes, les nageoires plus ou moins réduites, la dorsale étant unique, et, les abdominales nulles. A leurs branchies en forme de houppe, ils doivent le nom de Lophobranches sous lequel souvent on les désigne.

On peut, avec beaucoup d'auteurs, admettre, dans la famille des Syngnathidæ, trois subdivisions :

Syngnathiniens ;
Hippocampiens ;
Nérophiniens.

Les premiers sont caractérisés par un corps anguilliforme et polyédrique. *Leur tête est dans le prolongement de leur corps*, comme chez les Téléostéens franchement nageurs. Les nageoires pectorales et anales sont bien développées. La queue n'est pas préhensile et la nageoire caudale n'a pas encore subi de régression très sensible.

Chez les seconds, le corps, toujours polyédrique, affecte une forme très particulière : développé dans la région antérieure, plus grêle en arrière, il présente des courbures rachidiennes d'un dessin particulier. *La tête fait avec le corps un angle*

droit. Les nageoires pectorales et anales sont réduites. La queue est préhensile et la nageoire caudale absente. Toutes ces particularités morphologiques sont, ainsi qu'on le verra plus loin, en rapport étroit avec l'adaptation arboricole.

Les Nérophiniens semblent plus particulièrement adaptés à la vie sous les pierres. Leur corps arrondi et lisse, à toutes nageoires rudimentaires ou absentes, a pris de ce fait une apparence vermiforme très particulière. Nous n'avons point à nous en occuper ici.

Nous allons faire successivement des Syngnathes et des Hippocampes une étude éthologique sommaire, en nous appesantissant surtout sur les formes qu'il nous a été donné de pouvoir observer dans les conditions normales de leur existence. Cette étude servira de prélude à l'étude morphologique des caractères d'adaptation.

I. Données éthologiques.

Dans la région de la Hougue le groupe des Syngnathiniens est représenté par deux espèces assez différentes, le *Syngnathus acus* Linné et le *Siphonostoma typhle* Linné.

A Saint-Vaast-la-Hougue, le *Syngnathus acus* Linné vit le plus souvent, presque exclusivement pourrait-on même dire, si on ne le rencontrait parfois dans les grandes flaques d'eau peu profondes de l'ouest de l'île Tatihou où flottent les *Chorda filum* L., dans les prairies de zostères, notamment dans celles qui bordent les côtes sud et sud-est de l'île Tatihou. Il s'y rencontre en compagnie de Labres, de Crénilabres, d'Épinoches marines (*Spinachia vulgaris* Fl.), qui constituent, soit dit en passant, un remarquable type de convergence vers les Syngnathidés, de Cottes et de petits Gadidés. Sur les feuilles des Phanérogames vivent en grand nombre de petits Mollusques gastéropodes du groupe des Rissoïnés, de petits Pycnogonides et des Caprelles, qui constituent vraisemblablement avec le plankton la base de la nourriture du *Syngnathus acus*.

Les Syngnathes habitent les régions les plus touffues des herbes, s'y maintenant le plus souvent immobiles, souvent à

demi dressés, s'appuyant contre elles à l'aide de leur queue légèrement incurvée mais jamais véritablement enroulée. Ils happent au passage la nourriture à l'aide de leur long bec qui leur permet en quelque sorte de fouiller les profondeurs de la forêt de zostères.

Lorsqu'ils veulent se déplacer, ils se dressent, donnant souvent à leur corps la forme d'un S très allongé et de courbures peu accentuées, et, tendant manifestement de ce fait à prendre une position voisine de la verticale. Si l'on examine à ce moment l'animal par la face dorsale, on voit que la courbure antérieure de l'S qu'il forme, et dont la convexité est dirigée en arrière, a le plus souvent son acmé au niveau de la nuque et que la courbure postérieure dont la convexité est dirigée en avant a le sien au niveau des premiers segments vertébraux qui suivent la cavité viscérale. Parfois cependant le Syngnathe progresse dans la position habituelle des Poissons nageurs, c'est-à-dire en maintenant horizontalement son axe longitudinal. Mais sa progression ne se produit pas à l'aide d'ondulations latérales de la queue comme chez les Anguilles et les Congres, ainsi que pourrait le faire supposer à priori la forme longue et effilée de l'animal; ce lui serait d'ailleurs difficile, étant données les plaques dermiques qui l'immobilisent en quelque sorte. Ses déplacements se font uniquement à l'aide de ses nageoires pectorales dont chaque point du bord forme en se déplaçant des 8 de chiffre très analogues à ceux que l'on observe dans le vol des insectes et qu'a si bien étudiés mon maître Marey sur la guêpe maintenue captive, et aussi à l'aide de sa nageoire dorsale qui décrit un mouvement d'ondulations très net et très particulier, donnant naissance à une onde qui parcourt l'organe d'avant en arrière, chaque rayon décrivant, semble-t-il, pour son propre compte un mouvement angulaire d'un côté à l'autre du corps, et, les rayons se succédant dans ce mouvement d'avant en arrière de telle sorte que, dans le même moment, les uns occupent la position intermédiaire, les autres la position extrême de droite, d'autres enfin la position extrême de gauche (1). Ces mouvements, aussi bien ceux qu'exercent les

(1) Il serait intéressant d'étudier d'une façon précise, par la chronophotographie par exemple, ces mouvements si spéciaux de natation.

nageoires pectorales que ceux qu'exerce la nageoire dorsale, peuvent être les uns et les autres assimilés à des mouvements d'hélices. La nageoire dorsale semble aussi jouer le rôle de stabilisateur, car on l'observe souvent en mouvement lorsque l'animal reste suspendu entre deux eaux sans progresser.

Le Syngnathus présente, comme tous les Poissons sédentaires, un mode de respiration que l'on peut qualifier d'active, par opposition à celle des Poissons nageurs de haute mer dont le mode de respiration est, au contraire, en quelque sorte passif.

Bien que cela sorte un peu de la question que nous nous sommes proposé de traiter, il nous semble utile d'ouvrir ici une parenthèse. Les mouvements respiratoires des Poissons, étudiés jadis par de nombreux auteurs, l'ont été tout récemment à nouveau par M. François-Franck.

L'eau chargée d'oxygène pénètre, on le sait, par la bouche du Poisson et, baignant les branchies dans la cavité branchiale, ressort par les ouïes. Chez la Carpe, qui peut être considérée comme un type moyen, en même temps que la bouche est ouverte, les opercules, sous l'action de leurs muscles releveurs, s'écartent de la ligne médiane ; la fente de l'ouïe restant obturée d'une part par la membrane operculaire hermétiquement appliquée sur l'arc scapulaire, d'autre part par les rayons et la membrane branchiostèges, il se fait un vide dans la cavité branchiale, d'où il résulte une aspiration d'eau. Lorsque cette cavité est pleine, les abaisseurs de l'opercule se contractent et, la bouche se fermant, l'eau force la membrane operculaire et sort par la fente des ouïes. Parmi les Poissons marins, les Labres, par exemple, présentent un type respiratoire très analogue à celui de la Carpe.

Chez les Poissons benthoniques littoraux et de mœurs sédentaires, la fermeture de l'orifice branchial postérieur au moment de l'inspiration est encore mieux assurée que chez les précédents : chez les types les plus caractérisés, le Callionyme par exemple, la fente des ouïes est obturée d'une façon permanente par la membrane operculaire qui est en continuité de tissu avec les téguments de la région scapulaire. Il ne reste qu'un petit orifice muni d'une valvule situé au voisinage de la ligne médiane dorsale et par lequel l'eau expirée se fait jour. Ces animaux ont en outre une musculature operculaire beaucoup plus puis-

sante, et il en résulte que leur respiration véritablement active ne peut se faire qu'avec effort par la mise en action très énergique des muscles de l'opercule. Leur respiration est comparable à celle des Mammifères par exemple, dont les mouvements d'ampliation de la cage thoracique sont très analogues à ceux de la cavité branchiale chez les Poissons littoraux. Cette disposition se trouve être en outre très avantageuse pour ces derniers qui, au moment de la marée basse, sont exposés à rester hors de l'eau un certain temps; grâce à elle, ils peuvent conserver leurs branchies à l'état humide, à la condition de ne point contracter leurs abaisseurs de l'opercule, et retardent ainsi l'asphyxie. Les poissons littoraux et sédentaires peuvent être considérés comme appartenant à un premier type.

Un second type sera figuré par des Poissons plus adaptés à la nage que les précédents mais qui ne sont pas encore des Poissons de vitesse. Ce sont ceux dont nous avons parlé en premier lieu dont la fente operculaire est ouverte sur tout son trajet, mais dont l'opercule se prolonge en arrière par une membrane molle qui, au moment de l'inspiration, s'accolant à l'arc scapulaire, clôt momentanément, d'une façon complète, la cavité branchiale en arrière. M. François-Franck (*C. R. Soc. Biol.*, 12 et 19 mai 1906), qui a précisé le rôle physiologique de cette membrane, a montré (après Remak, 1843) qu'elle contenait à son intérieur des fibres musculaires striées. Elle doit en conséquence se maintenir accolée à l'arcade scapulaire au moment de l'inspiration, non pas seulement par le fait du vide produit dans la cavité branchiale, mais aussi d'une façon véritablement active.

Entre les deux types précités, il existe un type intermédiaire à membranes operculaire et branchiostège libres, mais chez lequel les bords de la fente branchiale se disposent au voisinage de la nuque (l'opercule restant appliqué partout ailleurs à l'arc scapulaire), de façon à constituer un véritable orifice expirateur. Ce type est nettement réalisé chez les Pleuronectes de nos côtes.

Nous avons insisté, il y a quelques années, sur une disposition exactement semblable, existant chez certains Mollusques acéphales dont les bords du manteau libres en fait restent tou-

jours accolés sauf en un point situé à l'extrémité postérieure du corps où ils se disposent de façon à constituer un véritable siphon physiologique qui peut être considéré comme l'amorce de la disposition morphologique caractéristique des formes dites à siphons (1).

Chez les Poissons grands nageurs enfin, la respiration est en quelque sorte purement passive. Par le fait de la rapidité de la progression, l'eau s'engouffre dans la bouche et la cavité branchiale, qu'elle ne fait que traverser, et ressort par les ouïes. La musculature operculaire régresse par le fait du manque d'usage et aussi par le fait d'une lamination entre les deux masses d'eau qui la compriment en dehors comme en dedans. Chez ces animaux il n'y a plus de membrane operculaire et le bord postérieur de l'opercule laminé est véritablement tranchant. Le Maquereau, la Carangue et le Thon appartiennent à ce type d'organisation.

Comme tous les Poissons littoraux et peu mobiles, comme les Cottes et plus encore les Callionymes, le Syngnathus, exposé à rester parfois hors de l'eau à marée basse, appartient au premier type d'organisation. Il a une forte musculature operculaire permettant des mouvements respiratoires véritables et la fente operculaire est réduite à un petit orifice situé au voisinage de la nuque.

Le *Siphonostoma typhle* Linné vit à tous points de vue à Saint-Vaast-la-Hougue d'une façon très comparable à celle des Syngnathes, habitant comme eux les prairies de zostères qui bordent la côte.

Parmi les Hippocampiens nous n'avons pu étudier vivant que l'Hippocampe, qui est d'ailleurs un type d'adaptation extrêmement spécialisé.

L'Hippocampe est plutôt une forme méridionale et ne dépasse guère sur les côtes françaises, la pointe du Raz. On le rencontre cependant assez souvent dans la région de Roscoff, et par exception à Saint-Vaast-la-Hougue où il ne nous a jamais été donné de l'observer. L'un des points de nos côtes océaniques où il est le plus fréquent est le bassin d'Arcachon.

(1) R. Anthony : Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires (*Ann. des Sc. natur. Zool.*, 1905).

A l'état de repos, les Hippocampes sont soit accrochés à l'aide de leur queue préhensile parmi les algues et se tenant non pas suspendus mais la tête en haut soutenue par la poussée liquide, soit accrochés les uns aux autres en formant des sortes de paquets.

Ils nagent, à la façon des Syngnathes, à l'aide de leurs nageoires pectorales et dorsale, mais n'affectent jamais la position horizontale ; il sont verticaux ou obliques, et, alors, ils déploient partiellement et momentanément leur queue, qui, pendant le repos, affecte toujours la disposition en spire.

Une étude détaillée sur la locomotion des Hippocampes paraîtra d'ailleurs sous peu, sous le nom de Mademoiselle L. Chevrotton et le mien.

Ajoutons enfin que le mode de respiration des Hippocampes est, bien entendu, semblable à celui des Syngnathiniens.

II. — Étude anatomique des caractères d'adaptation.

Nous avons indiqué un peu plus haut les principaux caractères généraux et distinctifs des genres Syngnathus, Siphonostoma et Hippocampus. Nous allons maintenant examiner leur morphologie en nous plaçant surtout au point de vue des modifications adaptatives dues à l'existence arboricole.

1° Modifications de la forme générale du corps (1).

A. *Syngnathiniens*. Le corps des Syngnathes est allongé, la tête mince prolongée par un long museau ; il se termine par une extrémité également très effilée. Son maximum de largeur et son maximum de hauteur, son maître-couple, en un mot, dont il est assez difficile d'ailleurs de préciser exactement la position, car il s'étend sur une région assez longue, est situé au niveau de l'union du troisième tiers de la région viscérale avec les deux premiers, c'est-à-dire à l'union du premier tiers du corps avec les deux autres. Il est donc en somme situé en avant de la partie moyenne. Cette position du maître-couple,

(1) Voir au sujet de la forme générale du corps des Poissons nageurs les récents travaux de F. Houssay.

est, chez tous les Poissons nageurs, la conséquence de l'action morphogénique des filets liquides. Mais, chez la plupart des Téléostéens, la position du maitre-couple est beaucoup mieux précisée que chez les Syngnathes, qui sont, en somme, peu adaptés la nage. De même, chez les Poissons nageurs, des deux parties du corps, la postérieure est toujours la plus effilée. C'est encore là une des conséquences de l'action morphogénique du milieu ambiant. Cette disposition, bien qu'existant chez les Syngnathes, est encore moins accusée que chez les nageurs spécialisés. Néanmoins, la constatation chez eux de ces deux caractères essentiels des Téléostéens nageurs prouve péremptoirement qu'ils dérivent de formes ancestrales primitivement mieux adaptées au point de vue de la natation.

Le corps des Syngnathes n'est pas arrondi, mais présente nettement en coupe la forme d'un polyèdre à côtés légèrement concaves dont l'aspect varie suivant les régions. Cette particularité, qui prouve d'ailleurs que le Syngnathe n'est plus un animal vraiment nageur (car, s'il l'était, les filets liquides auraient modelé et poli la surface de son corps), tient essentiellement à la présence d'un certain nombre de côtes ou arêtes longitudinales qui parcourent le corps de l'animal. Sans parler des différentes arêtes céphaliques, des crêtes sourcilières et de la crête nuchale, ces arêtes, qui sont symétriques sauf l'arête ventrale, sont les suivantes :

1° Deux arêtes dorsales antérieures, qui commencent légèrement en arrière de l'orifice expirateur et finissent immédiatement avant d'atteindre la terminaison postérieure de la nageoire dorsale ; elles sont formées par la saillie des écussons annulaires.

2° Deux arêtes latéro-dorsales, commençant à peu près au niveau de l'insertion des nageoires pectorales et finissant un peu après le début antérieur de la nageoire dorsale.

3° Deux arêtes dorsales postérieures, commençant latéralement à peu près au niveau du point où finissent les précédentes, laissant entre leur début et la terminaison de ces dernières une légère solution de continuité. Ces arêtes, d'abord latérales, deviennent dorsales à partir de la terminaison de la nageoire dorsale et continuent la direction des arêtes dorsales antérieures jusqu'à la nageoire caudale.

4° Deux arêtes latéro-ventrales, commençant à la ceinture scapulaire et se poursuivant jusqu'à la nageoire caudale.

5° Une arête ventrale médiane, se poursuivant depuis le point de réunion des deux ceintures scapulaires jusqu'au voisinage de l'anus.

Il y a, dans ce système d'arêtes, en *a* et *b*, deux solutions de continuité dont l'existence semble en rapport avec l'action de l'écoulement des filets liquides. La solution *b* est peut-être en rapport avec le refoulement de l'eau par la nageoire dorsale. La solution *a* paraît être plutôt due à l'écoulement des filets liquides le long de la face latérale supérieure du corps. Il y aurait lieu de rechercher si la façon spéciale dont se déplacent les nageoires

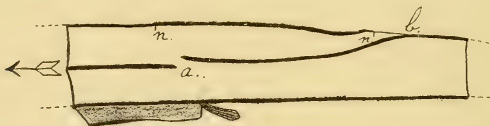


Fig. 49. — La région moyenne du corps chez un *Syngnathus acus* (schéma). — *a* et *b*, solutions de continuité; *n* et *n'*, limites de la nageoire dorsale.

pectorales et dorsales, n'est pas pour quelque chose dans la production et surtout la localisation de ces solutions de continuité.

Le corps des Siphonostomes est, comme celui des Syngnathes, très allongé, présentant en section aux mêmes niveaux les mêmes formes et présentant aussi les mêmes arêtes quoique peut-être un peu moins accentuées avec les mêmes solutions de continuité.

B. *Hippocampiens.* Les Hippocampes de nos côtes, par le fait de leur genre de vie spécial et d'une adaptation à la vie arboricole plus avancée que chez les Syngnathes, présentent un ensemble de caractères particuliers qui les éloignent davantage des Poissons nageurs et les rapprochent au contraire, par un fait curieux de convergence, des animaux terrestres.

Effilé et se terminant par atténuation progressive depuis l'anus jusqu'à l'extrémité de la queue, le corps est élargi d'avant en arrière dans toute sa région antérieure qui présente extérieu-

rement l'aspect d'un vrai thorax, dont les prolongements des écussons dermiques figureraient en quelque sorte les côtes, et même d'un abdomen, ces deux régions étant nettement séparées l'une de l'autre, et, leur ensemble nettement distinct de la queue.

L'aspect ordinaire du Poisson téléostéen a presque totalement disparu chez l'Hippocampe. Néanmoins, on retrouve sur son corps les lignes en relief des Syngnathes. Mais ces lignes, au lieu d'être continues, sont formées par la réunion en quelque sorte de petits tubercules distants les uns des autres.

L'aspect rugueux et inégal, mais cependant régulier, de la surface du corps des Syngnathidæ, la présence des crêtes portant même, chez certains Hippocampes, des appendices foliacés, montrent nettement que ces animaux ne se déplacent guère et que leur corps n'a pu être modelé par l'action de l'eau comme celui des Poissons nageurs.

2° Nageoires.

Le *Syngnathus acus* est caractérisé à ce point de vue d'une façon générale par un commencement de régression des nageoires corrélative de la diminution de ses mouvements de natation.

Les nageoires pectorales sont très courtes : n'atteignant pas un centimètre de long chez les adultes, elles ne comprennent que 11 à 12 rayons. Elles jouent cependant un rôle encore important dans la progression de l'animal.

Les nageoires ventrales sont complètement absentes, l'embryon encore muni de son vitellus n'en présente même pas de trace.

La nageoire dorsale est par contre assez développée. Elle joue dans la locomotion un rôle capital, sur lequel nous avons insisté, par les ondulations dont elle est le siège. Elle comprend 38 à 41 rayons qui atteignent et dépassent même 1 centimètre de hauteur chez les adultes.

La nageoire anale est très réduite ; ce n'est plus qu'un organe rudimentaire sans usage apparent. Plus développée chez le jeune, elle est située immédiatement derrière l'anus et compte 3 à 4 rayons.

La nageoire caudale enfin, également très réduite compte 10 gros rayons rigides dont les moyens sont les plus longs. Ces rayons sont d'habitude rapprochés pendant la nage et contribuent ainsi à achever de donner à l'animal sa forme effilée en arrière.

La régression des nageoires est déjà, chez le Syngnathus, l'indice d'un commencement d'adaptation à la vie arboricole.

On constate, chez le Siphonostome, la même régression des nageoires que chez le Syngnathe, et chez lui, comme chez ce dernier animal, cette régression est l'indice d'un commencement de l'adaptation à la vie arboricole et de la diminution de la possibilité de nager.

La nageoire pectorale compte 14 à 15 rayons.

Les nageoires ventrales sont absentes.

La nageoire dorsale compte 34 à 40 rayons et la nageoire anale est absente.

La nageoire caudale compte 10 rayons et présente le même aspect que celle des Syngnathes.

Chez l'Hippocampe la régression des nageoires est beaucoup plus accusée que chez les Syngnathiniens.

Les nageoires pectorale et dorsale, dont le rôle locomoteur est si important, sont encore bien développées, mais outre que les nageoires ventrales sont absentes, la nageoire anale est réduite à l'état d'organe vestigiaire. Elle est cependant peut-être un peu plus développée chez l'embryon que chez l'adulte.

La nageoire caudale enfin est totalement absente chez l'adulte, n'existant que transitoirement et à l'état très rudimentaire à un certain moment très court du développement ontogénique. Ce fait permet d'établir que les Hippocampes dérivent évidemment d'animaux nageurs et que la régression de leurs nageoires résulte sans aucun doute d'une adaptation à des conditions d'existence très spéciales.

3° Courbures rachidiennes.

La colonne vertébrale des Poissons téléostéens nageurs est généralement à peu près rectiligne. On conçoit d'ailleurs, étant

données les nécessités du mode de vie et du mode de locomotion de ces animaux, qu'il n'en saurait être autrement.

Chez le *Syngnathus acus*, l'on constate cette disposition dans sa parfaite intégrité, l'axe du corps ne prenant que momentanément et simplement au moment de la nage, pendant laquelle l'animal rapproche souvent tant soit peu son attitude de l'attitude verticale, une forme légèrement en S, ne rappelant que de très loin celle que les Hippocampes possèdent d'une façon constante.



Fig. 50. — Profil d'Hippocampe. D'après une chronophotographie de Mlle L. Chevrotton.

Chez ces derniers, le profil du rachis est tout différent. On constate d'abord que la tête n'est pas dans le prolongement du corps, comme cela existe chez les Téléostéens nageurs. Son axe forme avec celui du rachis un angle de 90 à 100°. Depuis son début jusqu'au commencement de la nageoire dorsale le rachis décrit une courbe parabolique assez prononcée, à concavité antérieure. Au niveau de la nageoire dorsale, il s'infléchit à nouveau, présentant une courbure à concavité postérieure. Puis, un peu après la nageoire dorsale, il s'incurve encore, présentant une nouvelle courbure à concavité ventrale à laquelle fait suite une courbe modifiable plus ou moins en forme de spirale.

Cette disposition paraît être unique chez les Poissons, et il nous semble indiqué de la comparer avec ce qui s'observe chez les Mammifères.

Si nous prenons comme type de ces derniers un animal terrestre et uniquement marcheur, Quadrupède comme le chien, nous constatons que le rachis présente, comme l'on sait, d'abord

une première courbure très courte et peu importante, portant uniquement sur les toutes premières vertèbres, à concavité ventrale. A cette première courbure fait suite une deuxième courbure à concavité dorsale très accentuée et portant sur les autres vertèbres cervicales. Puis vient une courbure très étendue à concavité ventrale, qui porte sur les régions dorsale, lombaire et sacrée, présentant parfois, au niveau de la région lombaire postérieure, un très léger fléchissement, qui marque un début de courbure lombaire en sens inverse de la précédente. La région caudale présente, comme l'on sait, une courbure variable. Chez les Singes, la première courbure postcéphalique disparaît et la courbure lombaire s'accentue, comme l'a montré Cunningham (1). Chez l'Homme enfin cette dernière prend des proportions considérables.

Il est aisé d'expliquer rationnellement, chez ce dernier animal, la présence d'une courbure lombaire accentuée. Elle est, comme personne ne l'ignore, en rapport avec les nécessités de l'attitude verticale et les conditions de l'équilibre.

L'Hippocampe, lui aussi, est un animal à attitude verticale. Accroché par sa queue prenante dans les algues, il affecte une attitude dressée, et cela en raison du rapport existant entre la densité du liquide dans lequel il vit et son poids spécifique propre allégé par la présence d'une vessie natatoire située dans la région antérieure du corps. Il est d'ailleurs rationnel d'admettre que la sélection naturelle a permis à ces animaux de conserver, en dépit de leur vie sédentaire, cet organe qu'on considère d'habitude comme un organe d'équilibre chez les Poissons nageurs et grâce auquel ils peuvent se tenir dans une position favorable à la fois à la recherche de la nourriture et au départ quand ils veulent se mettre en mouvement.

Les courbures rachidiennes que présentent les Hippocampes ont donc la même signification que celles de l'Homme, et ces Poissons sont les seuls parmi les Téléostéens qui présentent cette remarquable particularité.

(1) Cunningham : *Loco citato.*

4° Musculature.

Aux attitudes spéciales qu'affectent d'ordinaire les Syngnathidés dans les conditions habituelles de leur existence, aux particularités de leur locomotion répond une disposition spéciale de leur musculature différant totalement de celle qu'on trouve chez les Poissons nageurs du type le plus habituel et se rapprochant assez au contraire, à certains égards du moins, par le fait d'un curieux phénomène de convergence, de ce qui existe chez les Vertébrés supérieurs à mouvements complexes.

Toute adaptation, et plus particulièrement l'adaptation à la vie aquatique, lorsqu'elle atteint un degré de perfection suffisant et devient exclusive, présente ceci de particulier que les mouvements de l'animal tendent à être de moins en moins variés et à se répéter constamment, toujours identiques à eux-mêmes. Il en résulte, en ce qui concerne le système musculaire du moins, une simplicité qui pourrait, à première vue et dans certains cas, être interprétée comme ayant une signification ancestrale et primitive, et, qui est au contraire le résultat longuement acquis d'une évolution poussée dans ses dernières limites.

Nous pouvons choisir pour notre étude de la musculature des Syngnathidés, comme type de comparaison, un Poisson nageur représentant en quelque sorte, au point de vue adaptatif, le type moyen de ces animaux, le *Gadus luscus* L. par exemple, commun dans la baie de la Hougue.

La meilleure façon d'étudier la disposition de la musculature d'un Poisson est de tremper ce dernier, pendant quelques secondes, dans de l'eau chaude, ou mieux encore de lui poser successivement, sur les différentes parties du corps, un tampon d'ouate imbibé d'eau presque bouillante. Ce traitement a pour effet de dissoudre le tissu conjonctif et de donner par contre aux muscles, qu'il est alors facile d'isoler, une couleur blanche opaque. La peau ayant été enlevée, ce qu'il est très facile de faire après l'opération ci-dessus décrite, on s'aperçoit que le corps de l'animal est en quelque sorte, comme l'on sait, divisé transversalement en tranches musculaires (myotomes) depuis la partie postérieure de la tête jusqu'à la naissance de la

queue. Ces tranches musculaires sont séparées les unes des autres par des cloisons fibreuses qui s'insèrent d'une part sur les vertèbres et d'autre part au tissu fibreux qui double la peau. D'une cloison à l'autre vont les fibres musculaires qui constituent les myotomes. Elles sont toutes rectilignes, parallèles et, les cloisons étant très rapprochées, nécessairement très courtes. Les cloisons fibreuses intermyotomiques n'affectent pas une direction rectiligne de la ligne du dos à celle de

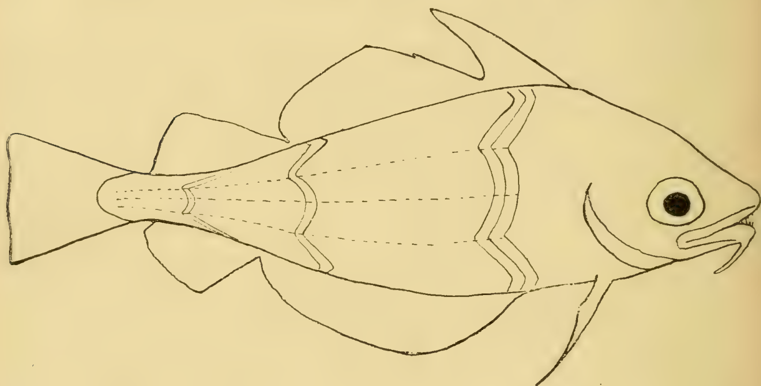


Fig. 51. — Représentation schématique de la disposition des myotomes chez le *Gadus luscus*.

l'abdomen et perpendiculaire à l'axe du Poisson. Si on considère un *Gadus luscus* dépouillé après ébullition, on s'aperçoit qu'extérieurement le trajet de la membrane intermyotomique est compliqué et présente des sinuosités dont l'aspect varie suivant les espèces et qui, pour le *Gadus luscus* est représenté sur la figure 51.

De plus, ces cloissons transverses ne sont pas situées dans un seul plan mais présentent en avant des concavités au niveau de leurs angles et des convexités, au contraire, au niveau des parties intermédiaires. C'est ce qui explique pourquoi une coupe transversale d'un poisson perpendiculaire à l'axe présente des zones musculaires concentriques, s'emboîtant comme des rondelles de différentes grandeurs.

Cette musculature est généralement considérée par les auteurs,

et cela dans le but de faciliter la description, comme constituée par deux grands muscles, l'un longitudinal dorsal et l'autre longitudinal ventral; séparés l'un de l'autre par un septum s'insérant d'une part aux centrums des vertèbres et d'autre part à la peau. Chez le *Gadus luscus*, les deux grands muscles longitudinaux peuvent, pour la commodité de la description, se subdiviser de telle sorte qu'il semble exister en somme quatre séries paires de muscles (dorsal, latéro-dorsal, latéro-ventral, ventral). Cette conception est d'ailleurs, ainsi qu'on l'on l'a vu par la description ci-dessus, purement artificielle.

Il nous semble donc préférable de considérer qu'il y a en fait chez le *Gadus luscus* un ensemble de muscles longitudinaux courts séparés par des cloisons fibreuses.

Du côté de la tète, les myotomes dorsaux s'insèrent directement dans l'angle que forme la crête occipitale avec le corps de l'os.

Il serait superflu d'insister sur l'origine des fibres musculaires dépendant des autres segments.

Du côté de la queue, tous les myotomes commencent à devenir tendineux du côté de leur face extérieure, à partir à peu près du niveau de la deuxième nageoire dorsale.

Sans être un nageur aussi parfait que le Maquereau ou le Thon, le Gadus est néanmoins un nageur exclusif: c'est son seul mode de locomotion. Étant donné ce mode de locomotion, il doit pouvoir, lorsque sous l'impulsion de ses nageoires pectorales il se lance avec rapidité, maintenir la rigidité de son corps; d'autres fois, lorsqu'il veut changer de direction par exemple, il doit pouvoir ployer son axe à droite ou à gauche, et cette possibilité constitue évidemment une des grandes supériorités du moteur animé qu'est le Poisson sur les bateaux, toujours nécessairement rigides, que nous construisons. Dans le premier cas, il ne peut maintenir la rigidité de son corps et la rectitude de son axe longitudinal qu'en contractant l'ensemble de tous ses muscles somatiques, ceux de droite jouant par rapport à ceux de gauche le rôle d'antagonistes et réciproquement. Dans le deuxième cas, il ne peut ployer son corps à droite ou à gauche qu'en contractant séparément ceux de son côté droit ou ceux de son côté gauche. Supposons que les Poissons nageurs aient seulement, avec un rachis flexible, une seule paire de mus-

cles puissants formés de longues fibres allant de la tête à la queue ; ces muscles en se contractant ensemble pourront évidemment maintenir la rectitude et la rigidité du rachis, mais lorsque l'animal voudra, pour changer de direction, ployer son corps à droite ou à gauche, il ne pourra le faire avec la précision et la mesure nécessaires : s'il contracte à fond l'un de ces muscles, il donnera de ce fait à son corps son maximum d'incurvation ; pour arriver au but désiré il ne devra que le contracter partiellement, et il se produira ainsi certainement, par le fait de ces contractions partielles et localisées, une division du muscle en segments, qui est précisément celle dont nous constatons l'existence. Grâce à la disposition qui vient d'être indiquée, le Téléostéen nageur peut incurver son rachis seulement sur la longueur qui convient et à la place qui convient. Ainsi peut peut-être s'expliquer la réapparition, chez des types aussi spécialisés que sont les poissons téléostéens, de la disposition segmentaire, vraisemblablement primitive, des muscles somatiques.

Chez les Syngnathidæ, qui, comme le prouve l'ensemble des caractères morphologiques que nous venons d'envisager et le plus grand développement des nageoires chez les embryons que chez les adultes, dérivent incontestablement d'animaux nageurs, la disposition est toute différente. Les muscles, répondant à un mode de vie que nous avons indiqué et qui est très différent de celui des Téléostéens nageurs, ne forment plus ici, dans l'ensemble du corps, une masse compacte et épaisse aussi nettement divisée en myotomes ; ils sont au contraire bien mieux individualisés dans le sens longitudinal et présentent une disposition beaucoup plus compliquée, en rapport avec des mouvements également plus complexes. Il ne s'agit plus, pour ces animaux, de maintenir leur axe rigide ou d'incurver légèrement leur corps à droite ou à gauche. Les incurvations qu'ils font subir à leur corps ne correspondent plus seulement à des besoins de direction toujours à peu près identiques, ce sont les résultats d'actes compliqués et sans cesse variables. La région suivant laquelle la tête se relie au tronc présente une musculature particulièrement complexe, dont les figures 52 et 53 essaient de rendre compte.

En un mot, la musculature des Syngnathidés, s'écartant de

celle des Poissons nageurs dont elle dérive, tend à reproduire, par le fait d'une remarquable convergence, celle des Vertébrés terrestres, dont les mouvements sont comparables aux leurs en variété et complexité.

Nous allons brièvement décrire les caractères généraux de la musculature de chacune des forme de Syngnathidés que nous avons étudiées. Le procédé de l'ébullition ne réussit qu'imparfaitement avec ces poissons ; il est préférable, pour

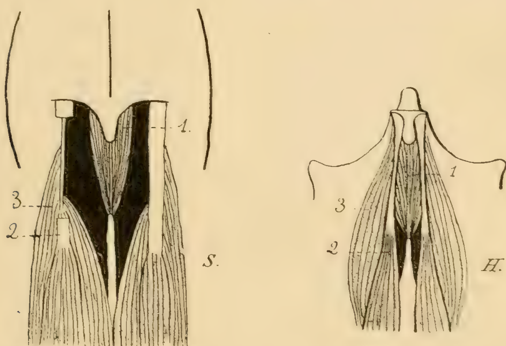


Fig. 52. — Muscles de la région nuchale (vue dorsale).
S, chez le Syngnathe ; H, chez l'Hippocampe ; 1, courts extenseurs de la tête 2 et 3, longs extenseurs superficiel et profond de la tête.

l'étude de leur musculature, de plonger l'animal dans une solution diluée d'acide azotique. Ce bain a pour effet à la fois de ramollir les plaques dermiques, qu'il est ensuite plus facile d'enlever, et de rendre plus visibles les muscles.

Sur la face dorsale, le Syngnathus présente une paire de muscles dorsaux courts et à fibres à peu près parallèles, s'insérant de part et d'autre de l'épine supra-occipitale et d'autre part à l'épine neurale de la première vertèbre. Ces muscles, dépourvus de tendons, peuvent être appelés les *courts extenseurs de la tête*. Ils sont également représentés chez le Gadus où ils servent, la tête étant immobile sur le tronc, à maintenir la rigidité de l'axe dans le plan dorso-ventral ; mais ils ne sont pas aussi bien différenciés que chez les

Syngnathidés, se confondant avec les myotomes dorsaux.

En dehors de ces muscles existent deux autres muscles, beaucoup plus considérables, qui peuvent être dénommés *longs extenseurs de la tête.*

Chacun d'eux présente deux chefs, l'un superficiel, l'autre profond.

Le chef superficiel s'insère en dehors du court extenseur sur la crête occipitale par un tendon large et plat qui reste visible à la surface du muscle jusqu'au niveau de la 6e ou 7e vertèbre. A partir du niveau de la 4e ou 5e il commence à être entouré de fibres musculaires.

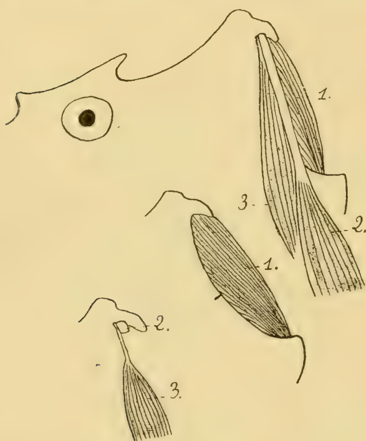


Fig. 53. — Muscle de la région nuchale chez l'Hippocampe. Vue latérale. 1. Court extenseur de la tête; 2 et 3, longs extenseurs superficiel et profond de la tête.

Si on détache ce tendon de son insertion céphalique, on aperçoit au-dessous de lui un autre tendon presque filiforme, s'insérant un peu en dehors du milieu du premier; sur ce tendon, au niveau de la première vertèbre, s'attachent de puissantes fibres musculaires remontant plus haut du côté externe que du côté interne.

Les fibres musculaires s'insérant sur l'un et l'autre de ces tendons se confondent, au niveau de la 6e ou 7e vertèbre, en un muscle unique auquel on peut donner le nom de long extenseur de la tête et qui devient ensuite dans le reste du corps très comparable au soi-disant muscle longitudinal dorsal des Poissons nageurs dont il n'est en somme qu'une différenciation adaptative.

Dans les régions moyenne et postérieure du corps ce muscle longitudinal dorsal présente le même caractère général que celui des autres Téléostéens, mais les cloisons intermyotomiques sont souvent absentes, et, toujours beaucoup plus

obliques par rapport à l'axe du corps. Il en résulte que les fibres musculaires sont plus longues et présentent une curieuse et manifeste tendance à s'insérer de préférence sur les vertèbres. Le soi-disant muscle longitudinal dorsal des Syngnathidæ tend en somme à prendre une systématisation qui le fait ressembler par convergence aux muscles des gouttières vertébrales des Mammifères.

Mais ce qu'il y a en somme surtout à retenir de la myologie des Syngnathes, c'est un début, surtout au voisinage de la région céphalique, de spécialisation de faisceaux musculaires pour former des muscles très analogues à ceux des Vertébrés supérieurs.

Les muscles céphaliques que nous venons de décrire rappellent en effet de très près, par leur forme et leurs insertions, les muscles de la nuque des Mammifères.

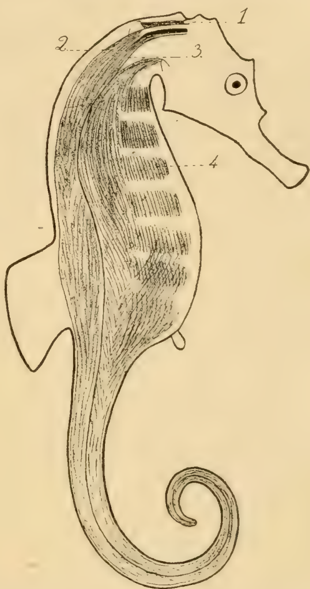


Fig. 54. — Schéma représentant la disposition de la musculature du corps chez l'Hippocampe.

1. Muscles intercostaux dérivés, par compression des prolongements des écussons dermiques, des couches musculaires latéro-ventrale et ventrale. Pour les autres indications, voir les figures 52 et 53.

Chez l'Hippocampe la même évolution se poursuit et le système musculaire de cet animal présente un degré de différenciation et d'individualisation des muscles répondant à des usages particuliers et précis qui rappelle de plus près encore les Vertébrés supérieurs.

Le muscle court extenseur de la tête présente sensiblement la même forme et les mêmes rapports que chez le Syngnathe.

Les muscles longs extenseurs d'autre part ont pris une individualisation plus marquée encore.

De chaque côté de l'épine supra-occipitale s'insère le large tendon aplati du long extenseur superficiel. A peu près au niveau de la première vertèbre commencent les fibres musculaires.

Le muscle extenseur profond qui, chez le Syngnathe, se confondait rapidement avec le précédent, en est plus longtemps séparé ici. Il débute sur le crâne par un court et grêle tendon, situé en dessous et en dehors du précédent, et va s'insérer à la racine de l'apophyse latérale de la troisième vertèbre.

Il existe enfin des fléchisseurs de la tête du rachis qui correspondent aux segments musculaires ventraux des Téléostéens nageurs.

Les faisceaux postérieurs de ces derniers segments s'attachent du côté céphalique à l'extrémité postérieure de l'os de l'épaule. Leurs faisceaux moyens et antérieurs se perdent par atténuation progressive dans le tissu conjonctif de la paroi somatique et se mettent plus ou moins en continuité, surtout au voisinage de la zône inférieure de la région viscérale, avec des bandes de courtes fibres longitudinales qui figurent de véritables muscles intercostaux très comparables à ceux des Mammifères, séparés par des régions fibreuses transversales qui ont tout à fait l'aspect et la direction de véritables côtes.

Ces sortes de muscles intercostaux ne sont en réalité que des dérivés de la couche musculaire latéro-ventrale des Poissons nageurs. Il semble évident qu'ils se sont constitués par le fait de la compression exercée sur le revêtement musculaire continu par les prolongements latéraux des écussons dermiques qui joueraient ainsi le même rôle morphogénique que les côtes chez les Mammifères.

Il est à remarquer enfin que, comme chez les Mammifères à queue prenante, on constate chez l'Hippocampe une prédominance des muscles fléchisseurs (myotomes ventraux) sur les muscles extenseurs (myotomes dorsaux). Cette particularité morphologique a été expliquée plus haut.

Le simple examen de la figure 54 montre combien, en ce qui concerne l'appareil musculaire, l'Hippocampe s'éloigne des Poissons nageurs pour se rapprocher au contraire par convergence des Vertébrés à mouvements complexes et variés.

5° Mimétisme.

Les Syngnathes présentent déjà un mimétisme assez marqué avec les plantes dans lesquelles ils vivent. Ce mimétisme s'accuse davantage encore chez les Hippocampes dont les appendices foliacés ressemblent de très près à quelques parties du thalle de certaines algues. Il devient tout à fait remarquable chez un Hippocampien des eaux australiennes, le Phyllopteryx.

LES TYPES SECONDAIRES DÉRIVANT DE FORMES ARBORICOLES

L'origine des divers types arboricoles a déjà été brièvement traitée au cours de ce travail, nous nous bornerons à rappeler, en ce qui concerne les Mammifères, que leurs ancêtres semblant avoir été caractérisés par un type adaptatif synthétique dans lequel l'arboricolisme entrait pour une grande part, la plupart des arboricoles actuels de ce groupe doivent être considérés soit comme des formes plus ou moins primitives ayant conservé leurs caractères ancestraux (certains Insectivores marcheurs arboricoles), soit comme résultant d'une spécialisation plus avancée, dans le sens de la vie dans les arbres, de certains de ces types synthétiques ancestraux.

Quelques arboricoles cependant, le Dendrolague par exemple parmi les Marsupiaux, sont remarquables par un retour à l'adaptation arboricole après un passage par un autre genre d'adaptation.

Le type originel des Reptiles était peut-être également un type synthétique partiellement adapté à la vie arboricole, et il y aurait lieu de répéter à leur sujet ce qui a été dit pour les Mammifères.

En ce qui concerne les Batraciens arboricoles, il paraît évident qu'ils dérivent de types adaptatifs aquatiques; Nopcsa estime que les Oiseaux percheurs dérivent probablement d'animaux sauteurs quant à leurs membres postérieurs; les Hippocampes enfin dérivent sans aucun doute de Téléostéens nageurs plus ou moins spécialisés, et il en est de même du Périophtalmus, du Boleophtalmus et de l'Anabas, dont les caractères d'adaptation à la vie nageuse sont encore très accusés.

Nous étudierons dans ce chapitre les processus suivant lesquels a pu se produire le passage des types d'adaptation arboricole à un certain nombre d'autres types adaptatifs.

I. — Passage du type arboricole au type marcheur quadrupède terrestre.

Nous pouvons étudier successivement ce passage dans les trois groupes d'arboricoles, marcheurs, préhenseurs et suspendus.

A. — *Chez les arboricoles marcheurs.*

Il nous suffira de rappeler le cas des Guépards qui furent vraisemblablement jadis, ainsi que les autres Félidés, des arboricoles marcheurs. Ils constituent un remarquable exemple d'une adaptation à la marche terrestre, secondaire à une adaptation à la marche arboricole.

Comme il en a été question dans un chapitre précédent, nous nous bornerons ici à rappeler la transformation de leurs griffes, qui se sont raccourcies et ont perdu leur rétractilité (tout en conservant à l'état rudimentaire les organes de cette fonction), ainsi que l'allongement des articles de leurs membres et la simplification de leurs muscles.

B. — *Chez les arboricoles préhenseurs.*

Deux exemples de cette transformation adaptative peuvent être fournis par certains Singes de l'ancien monde d'une part, et par les Marsupiaux d'autre part.

Chez les premiers, l'adaptation secondaire se caractérise surtout par le raccourcissement des doigts, une diminution relative de la mobilité des articulations du carpe et du tarse et l'augmentation de volume des muscles de l'avant-bras et de la jambe. Certains Cynocéphales se prètent particulièrement à l'étude de ce processus adaptatif.

Les seconds ont fait de la part de Dollo (1) l'objet d'une étude intéressante et approfondie. Cet auteur a montré comment tous les Marsupiaux actuels, aussi bien les marcheurs quadrupèdes terrestres, comme le Wombat et le Thylacine, que les sauteurs, comme le Kanguroo, que même les Fouisseurs, comme le Notoryctes, et les nageurs, comme le Chironectes, dérivent d'une forme arboricole primitive à extrémité postérieure préhensile, et comment ils ont conservé une trace remarquable de cette adaptation arboricole ancienne, la prédominance constante du quatrième doigt, qui est, comme nous l'avons vu plus haut, une des principales caractéristiques des arboricoles préhenseurs.

(1) Dollo : *Loco citato.*

Un des exemples les plus curieux de cette adaptation à la marche terrestre secondaire à une adaptation à l'arboricolisme par préhension nous est fourni par un Marsupial du Pleistocène australien, le *Diprotodon australe* Owen. Chez lui, le doigt 1, resté écarté des autres doigts comme chez ses ancêtres arboricoles, a pris des dimensions transversales considérables. Il en est de même du doigt 5, qui s'est en même temps allongé et dont l'augmentation générale de volume semble être en



Fig. 55. — Extrémité postérieure gauche du squelette monté (moulage) du Diprotodon existant aux galeries de Paléontologie du Muséum.

rapport avec le rôle sustentateur qu'il joue dans cette plantigradie secondairement acquise. Quand aux doigts 2 et 3, ils sont restés courts et étroits comme chez les formes arboricoles ancestrales, et le doigt 4 lui-même, jouant en raison du passage de l'axe de sustentation par le doigt 5 un rôle peu important dans la station, s'est peut-être un peu réduit.

Il semble naturel d'admettre que c'est la réduction préexistante des doigts 2 et 3 qui a déterminé le passage de l'axe de sustentation par le bord externe de l'extrémité.

Un caractère que l'on rencontre chez beaucoup d'autres Mammifères marcheurs et qu'on tend à considérer comme un

vestige d'une adaptation arboricole ancienne se retrouve aussi chez le Diprotodon : c'est le croisement au membre antérieur du cubitus par le radius, dont l'extrémité inférieure vient se placer en dedans de celle du cubitus. On sait que ce caractère existe aussi chez l'Éléphant, actuellement bien adapté cependant à la marche terrestre, mais dont on a fait ressortir depuis longtemps les caractères de ressemblance avec certains Rongeurs.

Citons enfin le cas très spécial des Hapalidæ.

Parmi les Singes, ils sont remarquables en raison de ce fait que leur pollex n'est pas opposable et que tous les doigts de leur extrémité antérieure, au lieu d'être munis d'ongles plats, portent des griffes étroites et convexes. Leur main, très voisine de celle des Écureuils par exemple, présente en somme les caractères d'une extrémité adaptée à la marche arboricole. Cette disposition est-elle primitive et représente-t-elle une persistance du type ancestral? Est-elle, au contraire, le résultat d'une adaptation secondaire? Cette dernière hypothèse pourrait s'appuyer sur ce fait que les Hapalidæ constituent, semble-t-il, des formes récentes qui ne paraissent pas remonter au delà du quaternaire et que l'ensemble de leur organisation ne paraît pas en somme être celle d'animaux particulièrement archaïques.



Fig. 56. — Extrémité antérieure gauche d'Hapale (1911-57).

Les Hapalidæ progressent en somme sur les branches des arbres à peu près à la façon des Didelphydæ, s'aidant de leurs griffes à leurs extrémités antérieures et préhenseurs quant à leurs extrémités postérieures.

C. — *Chez les Arboricoles par suspension.*

Les Tamanoirs, marcheurs terrestres et fouisseurs, sont principalement caractérisés par ce fait remarquable qu'ils stationnent et marchent sur les bords externes et même en partie sur la face dorsale de leurs extrémités antérieures qui sont, au surplus, munies de longues griffes. En arrière ils sont nettement plantigrades.

Tout, dans l'organisation de ces animaux, indique d'étroits rapports de parenté avec les Paresseux, et l'on est fondé à penser qu'ils dérivent d'Édentés adaptés à l'arboricolisme, moins spécialisés sans doute que les Bradypes, mais qui leur auraient transmis néanmoins leurs longues griffes unguéales, qui constituent pour eux un obstacle invincible à la station et à la progression normale et entraînent nécessairement la disposition en valgus des extrémités (1).



Fig. 57. — Extrémité antérieure gauche du *Cycloturus didactylus* L. (1909-459).

Ce qui caractérise surtout les Hapalopsidæ du Santacruzien qui, s'ils ne sont pas d'une façon certaine les ancêtres des Myrmecophagidæ, peuvent vraisemblablement nous donner une idée de leur organisation morphologique probable, c'est la prédominance considérable, aussi bien à la main qu'au pied, du doigt 3.

Nous avons montré plus haut que chez deux Bradypodidæ actuels, cette prédominance se constate encore à l'extrémité antérieure. Elle se constate aussi et à un très haut degré dans

(1) Par la forme du sternum de l'omoplate, et jusqu'à un certain point du crâne, les Fourmiliers accusent une étroite parenté avec les Paresseux ou plus exactement avec les formes ancestrales dont ils paraissent dériver.

la main des trois Myrmecophagidæ actuels (*Myrmecophaga*, *Tamandua*, *Cycloturus*).



Fig. 58. — Extrémité postérieure gauche du *Cycloturus didactylus* L. (1909-159).

De ces trois genres, les deux derniers présentent des caractères d'adaptation remarquables à la vie arboricole. Chez le Cycloturus même, les extrémités présentent une manifeste tendance à la transformation en crochet permanent : le doigt 3 a pris à l'extrémité antérieure des proportions tellement exagérées qu'on peut le considérer comme à peu près seul





Fig. 59. — Extrémités antérieure et postérieure gauches du *Myrmecophaga jubata* L. (1907-318).

fonctionnel. D'autre part, la queue est préhensile. Quant à l'extrémité postérieure, encore adaptée à la suspension chez le Cycloturus, elle est devenue, chez le Tamandua, une véritable patte marcheuse plantigrade, très comparable à celle des Ours et surtout caractérisée par une tendance à l'égalisation de ses rayons. L'adaptation arboricole est ici moins accusée.

Il semble que les Myrmecophagidæ actuels dérivent d'animaux primitivement adaptés à la marche arboricole, peut-être même à un certain degré de suspension, en ce qui concerne les extrémités antérieures. Les genres Tamandua et surtout Cycloturus se seraient spécialisés dans ce mode de vie qu'auraient au contraire abandonné les Myrmecophaga, dont les caractères spéciaux peuvent être expliqués par une adaptation antérieure dont les agents morphogéniques actuels n'ont pu parvenir encore à effacer complètement les modifications caractéristiques.

II. — Passage du type arboricole au type marcheur bipède.

(*Le problème de l'origine de l'Homme*).

L'Homme paraît être le seul exemple de ce processus adaptatif secondaire. Tout, dans son organisme, concorde en effet à établir qu'il dérive d'un type adapté à la vie arboricole, plus ou moins analogue aux Singes et en particulier aux Anthropoïdes d'aujourd'hui. Mais il est certain, d'autre part, que cet ancêtre de l'homme devait être beaucoup moins profondément spécialisé dans son adaptation que ne le sont les Anthropoïdes actuels. Les rapports morphologiques indéniables qu'il présente avec ces derniers imposent un étroit rapprochement (1) entre eux et l'Homme, bien que seul parmi tous les Primates il présente au pied l'absence d'opposabilité du premier doigt.

(1) En dehors des raisons péremptoires et nombreuses, tirées de la morphologie, de l'histologie et de l'embryologie, qui conduisent à cette conclusion, il en existe d'autres, basées sur les réactions biochimiques du sang. Bornons-nous à renvoyer pour cette question au travail de Max Seber (*Moderne Blutforschung und Abstammungslehre*. Frankfurt am Main 1909), où sont résumées les recherches d'Uhlenhuth, Nuttal, Friedenthal, Gruenbaum, Moreschi, Wasserman et Bruck.

L'Homme est un Primate à 32 dents, se rattachant par conséquent aux Primates de l'ancien mode, c'est-à-dire aux Catarrhiniens ; ses membres postérieurs sont vigoureux et adaptés à la marche, par conséquent non préhensiles ; il présente une courbure lombaire très accentuée, n'a pas de queue et se rapproche en cela des Anthropoïdes ; son encéphale a acquis par rapport à celui des autres Primates un développement exceptionnel.

Les caractères par le fait desquels l'Homme se sépare des Anthropoïdes se trouvent précisément être en rapport avec l'attitude et la locomotion verticale et bipède.

Dans l'attitude verticale de l'Homme, les différentes parties du corps affectent des rapports réciproques tout différents de ceux qu'on constate chez les Mammifères marcheurs quadrupèdes à attitude horizontale. Chez ces derniers, en effet, l'axe de la tête est dans le prolongement de celui du rachis ; les articles proximaux des membres sont plus ou moins fléchis les uns sur les autres et la direction générale des membres fait à peu près un angle droit avec celle du rachis. Chez l'Homme, au contraire, l'axe longitudinal de la tête fait un angle droit avec le rachis ; les articles des membres sont disposés sensiblement dans le prolongement les uns des autres (le pied seul, en raison de l'attitude plantigrade, fait un angle droit avec la jambe), et la direction générale des membres est parallèle à celle du rachis.

Nous allons essayer d'établir ici comment s'est constituée la forme humaine, avec ses caractères d'adaptation actuels, aux dépens d'un type ancestral arboricole.

Plusieurs hypothèses ont été émises sur les causes qui ont pu entraîner l'adaptation à la marche bipède terrestre et à l'attitude verticale chez les ancêtres arboricoles de l'Homme.

Au cours d'une de ses études sur le Pithecanthropus de Java, L. Manouvrier a supposé qu'un déboisement subit, vraisemblablement causé par un cataclysme, peut-être un incendie de forêts, avait forcé notre ancêtre arboricole à descendre sur le sol.

Pour Douvillé (1) l'ancêtre de l'Homme aurait été obligé de

(1) Douvillé : Comment les espèces ont varié. *C. R. Acad. Sc.*, 1910.

modifier sa manière de vivre par le fait de la disparition progressive de la forêt, déterminée elle-même par la diminution des pluies.

Houzé (1) estime que l'abaissement de la température ayant empêché à certaines saisons la cueillette des fruits, les groupes d'Anthropoïdes habitant les régions les plus septentrionales de la forêt, là où le climat était le plus rigoureux, « ont dû suppléer par une nourriture nouvelle à la suppression intermittente du régime habituel ».

Quelle que soit l'hypothèse que l'on choisisse (2), il est en tous cas indéniable que le premier organe qui dut alors subir des modifications adaptatives en rapport avec le nouveau genre d'existence est incontestablement le pied.

1° *Modifications squelettiques du pied* (3). — Nous ne connaissons pas encore le pied de l'ancêtre éloigné de la forme humaine; mais nous pouvons nous faire une idée de ce qu'il devrait être par celui des Primates arboricoles actuels.

Chez les Singes inférieurs, le pied sert à l'animal à marcher sur les branches qu'il entoure en opposant l'hallux aux autres doigts. Chez certains d'entre eux, les Cynocéphales par exemple,

(1) Houzé : Le Problème de l'origine de l'Homme (*Bull. Soc. Anthrop.*, Bruxelles, 1911).

(2) Une autre hypothèse, inspirée d'une théorie récente qui semble avoir actuellement perdu la vogue passagère dont elle avait joui tout d'abord, est celle d'après laquelle l'Homme aurait pu apparaître brusquement issu d'une famille d'Anthropoïdes, avec un cerveau hypertrophié. Cette manière de voir semble avoir été accueillie par G. Bohn « avec une sympathie peu déguisée », l'expression est de Le Dantec. Après avoir rapporté à la page 230 de son livre « La naissance de l'intelligence », Paris, 1909, l'opinion en question, G. Bohn s'écrie : « Nous voilà loin de l'opinion répandue par les vulgarisateurs du Darwinisme, l'Homme descend du Singe! La science actuelle a prouvé que c'était là une erreur scientifique, et voilà qu'on va jusqu'à dire que les Singes sont des Hommes animalisés! » Le Dantec (La stabilité de la vie, Paris, 1910), et E. Houzé (Le problème de l'origine de l'Homme, *Bull. Soc. Anthrop.*, Bruxelles, 1911) s'étonnent qu'on puisse émettre et répéter des opinions du genre de celles que nous venons de citer.

La façon même dont l'hypothèse est présentée dénotant une connaissance incomplète des données et de la nature du problème, nous nous expliquons parfaitement au contraire comment on peut, dans ces conditions, être amené à formuler et à accueillir des opinions du genre de celle qu'incriminent Le Dantec et E. Houzé.

(3) Voir à ce sujet : Volkov : Variations squelettiques du pied (*Bull. Soc. Anthrop.* 1905) et aussi R. Anthony : n° 17.

il tend même, comme nous l'avons vu, à évoluer vers l'adaptation terricole, ces animaux étant en somme, et suivant les cas, beaucoup plus marcheurs quadrupèdes terrestres qu'arboricoles.

Chez les Anthropoïdes, au contraire, le pied est un organe préhenseur des plus perfectionnés. La vraie, l'unique, dirons-nous même, sous certaines réserves qui seront faites plus loin, locomotion de ces animaux est la locomotion arboricole et elle se fait surtout à l'aide des mains, l'animal progressant de branche en branche comme un gymnasiarque, les pieds servant surtout, au contraire de ce qui se passe chez l'Homme, à prendre les objets que l'animal désire saisir. Chez certains Anthropoïdes cependant, on constate une tendance à l'adaptation bipède et verticale : le pied du Gorille et celui du Gibbon présentent en effet déjà quelques ébauches des caractères de l'adaptation à la marche. Les autres Anthropoïdes ne marchent à terre que tout à fait exceptionnellement.

Pour bien saisir les modifications qu'à dû subir le pied préhensile de l'ancêtre arboricole de l'Homme pour devenir l'organe de la marche, il est peut-être utile de rappeler brièvement les caractères du pied des Anthropoïdes actuels qui peut nous donner, si l'on suppose une moindre accentuation des caractères d'adaptation à l'arboricolisme, une idée de ce qu'a dû être celui de notre ancêtre lorsqu'il vivait dans les arbres.

Nous commencerons par celui de l'Orang, le plus arboricole de tous les Primates, le seul, peut-on dire, qui ne marche pour ainsi dire jamais.

Si nous comparons le pied de l'Orang à celui de l'Homme, nous nous rendons compte immédiatement de sa longueur considérable par rapport à sa largeur, et on conçoit comment, sans qu'il soit besoin d'y insister, cette disposition est en rapport avec les fonctions de préhension.

Voici, d'après des mensurations de M. de Fenys (1), les

(1) Ces mensurations ont été faites au laboratoire d'Anthropologie de l'École des Hautes Études. Des mensurations que nous avons pratiquées au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum nous ont fourni sensiblement les mêmes résultats.

dimensions du pied d'un jeune Orang femelle recouvert de ses parties molles :

	Millimètres.
Longueur du pied	185
Largeur du pied au niveau de la tête des métatarsiens	41
Indice $\left(\frac{\text{largeur} \times 100}{\text{longueur}}\right)$	22,1

L'Orang est de tous les Anthropoïdes celui qui a le pied le plus étroit par rapport à sa longueur.

Son indice de largeur est, d'après les moyennes de Volkov, 24,3 chez le mâle, 20,2 chez la femelle (mensurations prises sur le squelette). Chez l'Homme européen, une moyenne établie d'après 25 sujets aurait donné 33,8.

En outre, le pied de l'Orang est absolument plat, dépourvu de voûte, signe d'une adaptation arboricole particulièrement avancée. Son hallux, écarté des autres orteils, opposable, apte en un mot à saisir, est relativement court, ce qui constitue, comme nous l'avons vu, une tendance à la réalisation d'un type particulièrement spécialisé d'adaptation à l'arboricolisme. Quant au reste du pied, il est symétrique par rapport à un axe qui passe par le doigt 3 ou entre les doigts 3 et 4, de telle sorte que les quatre derniers rayons digités par ordre décroissant se rangent dans l'ordre suivant 3, 4, 2, 5.

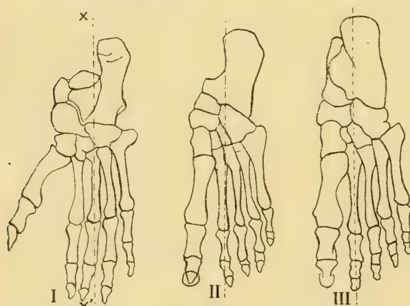


Fig. 60. — Squelette du pied. — I, Gorille; II, Nègre III, Européen.

Si maintenant on étudie individuellement et séparément chacun des éléments du pied de l'Orang, on y remarque notamment les particularités suivantes :

L'astragale est court et peu élevé, sa poulie est peu marquée et peu étendue; l'angle que font la tête et le col de l'os avec son corps est très considérable (33°, d'après Volkov), et

cela est en rapport, on le conçoit, avec la liberté et l'opposabilité du pouce. La facette articulaire par laquelle cet os est en contact avec le péroné est large, caractère en rapport avec la position en valgus qu'affecte très généralement le pied des Anthropoïdes, début de la disposition qui atteint son maximum chez les Paresseux et qui, chez les Anthropoïdes, assure la liberté d'action de l'hallux. Enfin la tête de l'astragale, qui subit, comme nous le verrons, chez l'Homme, en raison de la formation de la voûte, une torsion si considérable, présente chez l'Orang une torsion beaucoup plus faible.

Volkov a trouvé l'angle de torsion égal à 28° chez l'Orang mâle et à 20° chez une femelle de cette espèce. Chez l'Européen il serait de 40° chez l'Homme et de 37° chez la Femme.

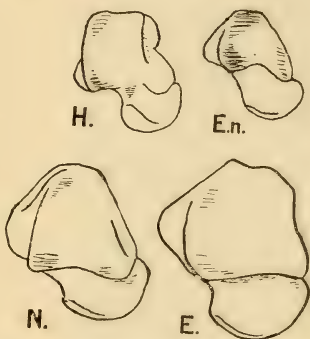


Fig. 61. — Astragales disposés pour montrer l'angle de la tête : H, Hylobates; E*n*, Enfant nouveau-né; N, Negrito; E, Européen adulte.

Le calcanéum, chez l'Orang, est particulièrement court par rapport au pied même, lorsqu'on le compare à celui des autres Singes : sa portion libre est étroite et basse; sa petite apophyse, qui présente chez tous les Singes anthropoïdes ainsi qu'on le verra ultérieurement, une longueur relative assez considérable, possède chez l'Orang des dimensions plus réduites. Enfin l'os tout entier est peu incliné lorsque le pied est posé à plat sur un plan horizontal.

Quant au scaphoïde, son bord interne est épais, sa surface d'articulation avec l'astragale allongée transversalement et ovale, très concave, tous caractères indiquant l'existence de mouvements très accentués de dehors en dedans de l'hallux.

Les métatarsiens enfin sont remarquablement longs et les premières phalanges très incurvées, présentant une concavité du côté de la plante, disposition évidemment en rapport

étroit avec la nécessité de saisir les contours plus ou moins cylindriques des branches (Voy. fig. 62).

Ajoutons enfin que les ligaments des diverses articulations des os du pied sont lâches; que ces os ont, d'une façon générale, des bords plus ou moins arrondis et que leurs surfaces articulaires présentent, si l'on considère deux os en contact, une inégalité marquée, indice d'une remarquable liberté de mouvements en rapport avec la fonction préhensile de l'organe.



Fig. 62. — Première phalange du doigt 3 du pied gauche chez l'Homme et chez l'Orang (vue latérale interne).

Comme celui de l'Orang, le pied du Chimpanzé présente tous les caractères de l'adaptation à la vie arboricole et à la préhension, mais chez lui ces caractères semblent un peu atténués.

C'est ainsi que l'hallux, toujours libre et opposable, est d'une plus grande longeur que celui de l'Orang; l'indice du pied est d'après les chiffres de Volkov de 30,8 chez le mâle et 30,1 chez la femelle; de plus, l'axe du pied présente une tendance marquée à se déplacer vers le doigt 2, qui deviendrait ainsi dans beaucoup de cas égal, ou peu s'en faut, au doigt 3. Le pied est toujours plat et sans voûte, mais sa hauteur est cependant un peu plus considérable que chez l'Orang. De même sa largeur, rapportée à sa longueur, est également un peu plus considérable. L'astragale, le calcanéum et le scaphoïde présentent les mêmes caractères de l'adaptation arboricole et les phalanges, possèdent enfin la même concavité plantaire mais plus atténuée que chez l'Orang.

Les mêmes remarques pourraient être faites pour le Gorille; mais, chez cet animal, les caractères d'arboricolisme sont généralement plus atténués encore.

Le pied du Gibbon enfin commence à présenter à certains égards un début d'adaptation à la marche bipède et à la station

verticale, qui se traduit notamment par la grande longueur du premier doigt, la hauteur du talon, et enfin par un allongement du doigt 2 qui tend à se rapprocher par sa longueur du doigt 4. Néanmoins l'indice du pied se rapprocherait beaucoup de celui de l'Orang (26,6 chez le mâle d'après Volkov).

Comme celui de l'Orang le pied de ces trois derniers Anthropoïdes présente d'une façon très générale des ligaments d'une laxité remarquable, des surfaces articulaires concaves et inégales les unes par rapport aux autres.

Bref, les pieds des Anthropoïdes présentent les caractères plus ou moins marqués de l'adaptation arboricole, bien que tous, à part celui de l'Orang, le plus arboricole d'entre eux, possèdent un certain nombre de caractères qui varient suivant les types et qui marquent peut-être une tendance à l'établissement de la forme réalisée par le pied humain.

Si, en somme, il y a peu de différence entre les pieds de l'Orang, du Chimpanzé, du Gorille et du Gibbon, il y en a de considérables entre celui de l'un quelconque de ces animaux et celui de l'Homme, et cela s'explique évidemment par ce fait que les premiers sont tous, en dépit des degrés dans l'adaptation, des arboricoles alors que l'Homme est un marcheur.

Nous allons suivre en détail les modifications squelettiques qu'a subies le pied humain en passant du rôle d'organe de préhension à celui d'organe de sustentation. Devenant un organe de sustentation et de marche, le pied a perdu la laxité ligamentaire qu'il possédait chez son ancêtre arboricole et qu'il possède encore, même vraisemblablement à un plus haut degré, chez les plus évolués des Anthropoïdes. De plus, les surfaces des articulations intertarsiennes et tarso-métatarsiennes sont devenues sensiblement égales ; elles se sont en même temps aplaties. Cette conformation nouvelle indique nettement la perte des mouvements articulaires, si nécessaires pour un organe de préhension, et qui, pour un organe de sustentation et de marche, eussent au contraire été non seulement inutiles mais dangereux. En somme, les diarthroses se sont transformées en simples arthrodies, disposition en rapport avec la perte de l'amplitude des mouvements, le besoin de solidité. Les os ont pris en outre une forme massive et des contours

anguleux. La continuation de ce processus évolutif serait évidemment l'ankylose d'un certain nombre de ces articulations (1). Il se passe d'ailleurs actuellement sous nos yeux, comme nous l'avons dit plus haut, dans un groupe d'animaux qui eux aussi, étant donné leur mode de locomotion, ont besoin d'une solidité toute spéciale de leur extrémité postérieure, un processus évolutif analogue.

Ces deux particularités, suppression de la laxité ligamentaire et transformation des diarthroses en arthrodies, assurent en somme au pied la solidité nécessaire à son rôle d'organe sustentateur.

L'une des premières conséquences de l'acquisition du rôle sustentateur par le pied a été la perte des mouvements de l'hallux, qui s'est rapproché des autres orteils, se mettant en série avec eux et contribuant lui aussi à l'appui sur le sol. L'emploi des chaussures a peut-être été d'ailleurs une cause secondaire et adjuvante de la marche de ce processus évolutif. Les orteils, d'une façon générale, par le fait de l'adaptation à l'attitude verticale et à la marche bipède, perdent tous leur mobilité et s'accolent. En même temps, l'axe de sustentation passant au voisinage du premier doigt, ils se raccourcissent d'autant plus qu'ils s'écartent de cet axe, et le cinquième en vient même à prendre l'aspect d'un organe rudimentaire.

Une des principales conséquences de la perte des mouvements propres de l'hallux et son accolement aux autres orteils sont les modifications de forme subies par l'astragale. Nous avons vu ailleurs que, chez les Anthropoïdes dont le doigt 1 est libre et opposable, la tête et le col de l'astragale forment av c l'axe du corps de l'os un angle considérable et qui est précisé- en rapport avec la position spéciale de l'hallux. Chez l'Homme, cet angle est, de par le fait du rapprochement du doigt 1 des autres doigts, réduit à son minimum. D'après les chiffres de Volkov, cet angle ne dépasserait pas chez les Européens adultes 17°,8 en moyenne, alors que chez les races inférieures il atteindrait 25° (une femme nègre), et chez les enfants, comme pour les nouveau-nés, il irait jusqu'à 29°.

D'autres conséquences du rapprochement de l'hallux des

(1) Voir, à ce sujet, H. Leboucq : De la soudure congénitale de ce tains os du tarse (*Bull. de l'Acad. Roy. de Médecine de Belgique*, 1890).

autres doigts sont les modifications du scaphoïde. Chez les Anthropoïdes, le bord interne de cet os est épais. Chez l'Homme, il devient mince. En même temps, sa surface d'articulation avec l'astragale, qui, chez les Anthropoïdes, est allongée de dehors en dedans et très concave, devient subcarrée chez l'Homme et s'aplatit, l'articulation astragalo-scaphoïdienne tendant à se transformer, comme d'ailleurs les autres articulations intertarsiennes transversales, en simple arthrodie.

Mais, l'un des principaux caractères du pied humain est la formation de la voûte, qui contribue encore à lui donner par son élasticité le surcroît de solidité nécessaire à la marche bipède plantigrade. On a dit parfois que la voûte était exclusivement l'apanage de l'espèce humaine. Cette opinion est fausse en réalité, car la voûte existe d'une façon générale chez les Mammifères plantigrades très spécialisés dans la marche sur le sol, et les Dasypodidés, par exemple, dont le poids est, toutes choses égales d'ailleurs, considérablement augmenté par le fait de la carapace, sont dans ce cas.

Dans une bonne étude sur la morphologie du pied humain, M. Casse (1) le compare à un trépied dont les points d'appui seraient l'extrémité postérieure du calcanéum, les têtes du premier et du cinquième métatarsien. En outre, et comme par un souvenir de son adaptation ancienne, le pied repose encore sur le sol par son bord externe. Ce trépied serait en réalité une large voûte à trois piliers, arquée à la fois dans le sens transversal et dans le sens longitudinal. Le sommet de cette voûte est occupé par l'astragale qui transmet aux trois piliers le poids du corps. Pour que le système soit en équilibre, il faut que l'astragale soit situé sur la bissectrice de l'angle dont le sommet est formé par le point d'appui postérieur. C'est précisément ce qui existe chez l'Homme.

M. Volkov a vu que le développement de cette voûte est en rapport direct, chez les Primates, avec l'adaptation plus ou moins parfaite à la marche plantigrade.

Pour étudier la voûte transversale, il compare la largeur réelle du tarse en suivant sa courbure à sa largeur en projec-

(1) Casse : Voûte plantaire. Essai sur sa formation, sa constitution, sa mensuration pratique (*Th. doct. méd.*, Lyon, 1900).

tion. On voit ainsi que, de tous les Primates, c'est l'Homme qui présente à ce point de vue la différence la plus considé-

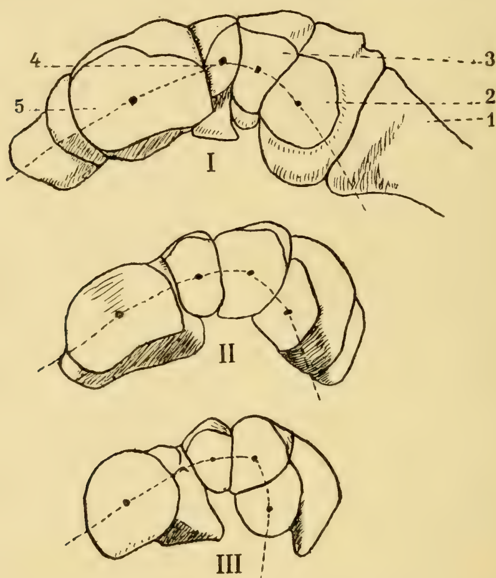


Fig. 63. — Voûte transversale (le pied est désarticulé en avant du scaphoïde et du calcanéum). — I, Gorille; II, Nègre; III, Européen; 1, premier rayon digité; 2, premier cunéiforme; 3, deuxième cunéiforme; 4, troisième cunéiforme; 5, cuboïde. (Les centres de figure de ces os sont marqués de points dont la réunion forme une courbe qui est la voûte transversale).

rable; la voûte transversale la plus faible existe chez l'Orang, qui ne marche jamais.

L'étude de la voûte longitudinale donne des résultats tout à fait analogues.

Par quel processus la voûte du pied humain a-t-elle pu se constituer? C'est ce que nous allons examiner. Il convient de faire remarquer tout d'abord que, le pied reposant par son bord externe en raison de l'adaptation préexistante, le fait que le pouce s'est rapproché des autres doigts, pour toucher lui aussi le sol, a déjà produit un commencement de formation de voûte transversale.

On s'en rend aisément compte lorsqu'on pose la main sur une surface plane en l'appuyant suivant son bord externe. Si alors on rapproche le pouce des autres doigts et qu'on prenne appui à la fois sur le bord externe et ce que l'on peut appeler le talon de la main, on se rend compte que, par le simple fait de ce rapprochement, la main (carpe et extrémités proximales des métacarpiens) tend à s'incurver dans le sens transversal.

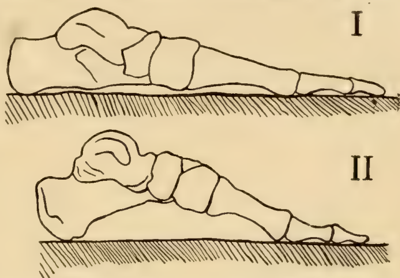


Fig. 64. — Squelette du pied (face latérale interne). — I, Nègre ; II. Européen (pour montrer l'angle d'inclinaison du calcanéum et la voûte longitudinale).

Nous avons vu plus haut comment le rapprochement de l'hallux des autres orteils amenait à la fois la diminution de l'angle astragalien et des modifications importantes du scaphoïde. En plus de ce caractère, il se produit aussi chez l'Homme une torsion considérable de la tête astragalienne. Cette torsion, qui apparaît déjà chez les Anthropoïdes et les Singes arboricoles, n'existe pas chez le Magot, qui est à un certain degré un quadrupède marcheur mais dont le mode de marche est très différent de celui affecté par l'Homme. Ce caractère, dont la production est due au rapprochement de l'hallux des autres doigts, entre pour une grande part dans la constitution de la voûte transversale. En outre, l'astragale a augmenté de hauteur et sa surface articulaire supérieure s'est allongée, répondant ainsi aux mouvements particulièrement amples qui, dans la locomotion humaine, se passent au niveau de l'articulation tibio-tarsienne.

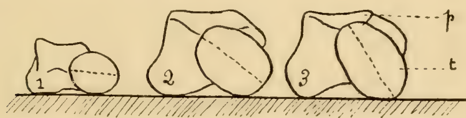


Fig. 65. — Astragales (face antérieure) pour montrer la torsion de la tête. — 1, Magot ; 2, Négrito ; 3, Européen ; *p*, poulie ; *t*, tête.

Lorsque les Primates arboricoles s'appuient sur le sol suivant le bord externe de leur pied, leur calcanéum tend nécessairement à subir une rotation, de telle sorte que l'axe longitudinal de la face postérieure de leur talon tend à faire avec le plan horizontal un angle ouvert en dehors. Par le fait de l'appui symétrique du pied à la fois sur son pilier interne et sur son pilier externe, le talon, chez l'Homme, subit une rotation en sens inverse; il en résulte que chez lui l'axe de la face postérieure du talon se trouve dans le plan de celui de la jambe.

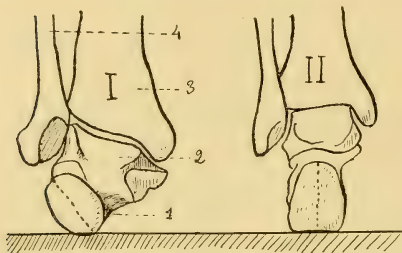


Fig. 66. — Squelette du pied et de la région inférieure de la jambe (vue postérieure destinée à montrer la torsion du talon). — I, Gorille; II, Européen ; 1, calcanéum ; 2, astragale ; 3, tibia ; 4, péroné.

Comparé à celui des Anthropoïdes, dans son ensemble et dans ses parties, le calcanéum de l'Homme présente des dimensions massives. Sa petite apophyse, qui, dans la sustentation du pied, joue un rôle important et indéniable, est courte, mais très développée en épaisseur. Sa longueur (dimension transversale) rapportée à la largeur postérieure de l'os, suivant le procédé de Volkov, donne un indice plus faible chez les Hommes que chez les Anthropoïdes. Bref, la petite apophyse calcanéenne de l'Homme est massive, d'attache puissante, présentant l'aspect d'un véritable *sustentaculum tali*, alors que celle des Anthropoïdes, au contraire, s'étend surtout en surface et peu en épaisseur. Si la première disposition est en rapport évident avec l'existence de la voûte transversale et la marche, la deuxième l'est plutôt avec la complexité et la grande liberté des parties avoisinantes dans le pied préhenseur des Anthropoïdes. Sous le rapport des dimensions et de la forme de la petite apophyse du calcanéum, les hommes de race inférieure, les Négritos par exemple, sont intermédiaires entre le Gorille et l'Européen.

Enfin, on sait que chez les Singes cette petite apophyse cal-

canéenne est en rapport avec l'astragale par deux petites articulations sans communications entre elles. Chez l'Homme, dans la plupart des cas, les deux surfaces articulaires se confondent par le fait de l'augmentation de pression que la petite apophyse a à supporter.

Une des principales manifestations de la formation de la voûte longitudinale est l'inclinaison de l'axe de la partie libre

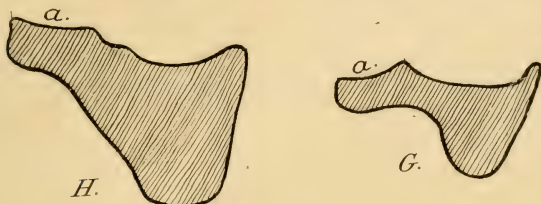


Fig. 67. — Coupe transversale du calcanéum au niveau du bord antérieur de sa facette d'articulation postérieure avec l'astragale (schématique). — H, Homme ; G, Gorille ; *a*, facette articulaire de la petite apophyse.

du calcanéum qui, chez l'Homme, forme avec l'horizontale un angle appréciable, alors que chez les Anthropoïdes il se confond avec elle. Il convient d'ajouter qu'avec l'élévation de la voûte l'écartement du talon, considérable chez les Anthropoïdes, diminue et que l'axe de la poulie astragalienne se dévie (1).

Le pied de l'Homme, nous l'avons vu, est donc une voûte à trois piliers : un postérieur, un antéro-externe et un antéro-interne. Mais sur ses trois piliers l'appui n'est pas absolument égal, autrement dit la ligne de sustentation du pied (axe physiologique) ne passe pas exactement par la bissectrice de l'angle dont le sommet est au talon. Il est aisé de s'en rendre compte par une observation banale. En effet chacun sait que la plupart des individus usent de préférence leurs chaussures suivant une ligne qui part d'un point situé un peu en dehors du talon pour se rendre au point d'appui antéro-interne ; autrement dit, on use ses chaussures surtout à la partie antéro-externe du talon et sous le gros orteil, et, cela, parce que c'est en ces points que

(1) Voir Testut : Recherches anthropologiques sur le squelette quaternaire de Chancelade (*Bull. Soc. Anthrop.*, Lyon, 1889). Voir également Volkov, *loco citato*.

l'on appuie le plus fortement sur le sol. L'axe physiologique du pied, qui sur un Anthropoïde s'exerçant à la marche passerait le long du bord externe, passe chez l'Homme, pour des raisons de statique, suivant une ligne qui rejoindrait le bord antéro-externe du talon au premier orteil.

Par le fait de la loi générale indiquée plus haut, le pied tend à se disposer symétriquement par rapport à son axe physiologique. Le gros orteil prend, de ce fait, des dimensions considérables, et les autres doigts, situés tous en dehors de l'axe, tendent à entrer en régression, de telle sorte que la série des doigts par importance décroissante, qui est chez l'Orang 3, 4, 2, 5, 1, devient chez l'Homme 1, 2, 3, 4, 5.

Pour éclairer davantage la question que nous venons de poser, et, achever d'établir le processus suivant lequel se modifie le pied humain pour passer du type préhensile au type plantigrade marcheur, il est enfin indispensable de dire quelques mots du pied chez les Hommes fossiles ou préhistoriques, chez les hommes de races dites inférieures et chez les fœtus et les enfants, c'est-à-dire chez ceux qui, d'une façon générale, doivent être, soit chronologiquement plus rapprochés que nous de l'ancêtre arboricole, soit, par l'ensemble de leurs caractères, plus voisins de lui, soit, si l'on admet que l'embryogénie est une ontogénie condensée, plus semblables à eux.

En ce qui concerne les premiers, M. Boule (1) a observé que l'articulation de la 1re phalange de l'hallux avec la 2e (métatarsien avec 1re phalange, suivant le langage des auteurs) présentait chez l'Homme de la Chapelle-aux-Saints une forme qui semblait indiquer l'opposabilité du premier doigt.

D'autre part, dans son remarquable travail sur l'Homme quaternaire de Chancelade, M. L. Testut (2) avait déjà montré, ainsi qu'il a été dit, que cet ancêtre de la forme humaine actuelle possédait un hallux qui, par son écartement des autres doigts, tenait le milieu entre celui des Anthropoïdes et le nôtre. Plus que les Hommes actuels de notre race, il devait donc reposer

(1) Boule : L'Homme fossile de la Chapelle-aux-Saints — Deuxième article. *L'Anthropologie*, 1909.

(2) L. Testut : *loco citato*.

sur le bord externe de son pied; et, le pied de l'Homme actuel conserve encore, dans certaines races, un souvenir de cette disposition primitive par le fait de laquelle l'hallux, plus ou moins préhensile, peut servir à des besoins variés.

De plus, M. Boule a observé que chez l'Homme de la Chapelle-aux-Saints l'astragale, par l'étendue de sa surface astragalo-péronéale, et le calcanéum, par les dimensions relatives de sa petite apophyse (mesurées suivant le procédé de Volkov) faisaient le passage entre les Anthropoïdes actuels et l'Homme.

D'autre part, M. Volkov (1), dans son étude sur les variations squelettiques du pied chez les Primates et dans les races humaines, nous dit à propos du pied des races humaines inférieures (p. 259) :

« Le squelette du pied dans les races humaines inférieures présente, dans son ensemble et sur chaque os en particulier, des traces évidentes et nombreuses de l'adaptation des grimpeurs ayant dû précéder l'attitude et la marche bipèdes. »

En effet, les hommes des races dites inférieures sont remarquables à la fois par l'écartement de leur gros orteil, comme cela existe chez les Négritos par exemple, par l'étendue considérable de leur angle astragalien, le peu de rotation de leur tête astragalienne, l'épaisseur du bord interne de leur scaphoïde, l'étendue et la concavité de la surface articulaire que présente cet os avec l'astragale, les grandes dimensions relatives de la petite apophyse calcanéenne et la duplicité de la facette articulaire de cette apophyse avec l'astragale, l'absence ou du moins l'atténuation de la voûte qui se traduit, notamment chez les races nègres, par l'horizontalité du talon.

Chez les fœtus, les nouveau-nés et les enfants, le pied est en valgus comme chez les Anthropoïdes. Les doigts sont relativement plus mobiles que chez l'adulte. La voûte est atténuée, et, si l'on examine séparément les différents os, on voit que certains présentent un ensemble de caractères archaïques souvent aussi accusés que ceux des Hommes des races les plus

(1) Volkov : *loco citato.*

inférieures, pour ne pas dire des Anthropoïdes. L'astragale de l'enfant nouveau-né notamment, par la valeur de son angle de déviation, est en somme une astragale de Gorille (Voir Volkov).

En somme, le pied humain dérivant d'un pied de Primate arboricole est dans notre race un organe remarquablement bien adapté à la marche bipède et plantigrade et à la station verticale, et celui de la femme paraît présenter à ce point de vue la plus grande perfection.

A-t-il atteint dans cet ordre d'adaptation son maximum de perfection? Est-il susceptible d'évoluer encore? C'est là une question à laquelle il est difficile de répondre. Toutefois il nous paraît raisonnable de supposer qu'il est encore susceptible de perfectionnement, c'est-à-dire de spécialisation. En quoi ce perfectionnement pourra-t-il consister? Peut-être dans la soudure d'un certain nombre de ses os élémentaires par un processus analogue à celui qui se poursuit actuellement chez le Cheval et dont nous avons entretenu plus haut le lecteur. Peut-être aussi dans une augmentation de volume du gros orteil, et peut-être enfin dans une réduction concomitante encore plus avancée des autres doigts, la perte plus ou moins complète du petit orteil peut-être; mais nous entrons là dans le domaine de l'hypothèse gratuite, et il serait superflu d'insister.

2° *Modifications squelettiques du membre postérieur.* — Les modifications subies par le pied à la suite de l'adaptation à la marche bipède ont entraîné directement un certain nombre d'autres modifications du tibia, du fémur et du bassin. Nous nous bornerons à les indiquer sommairement. Elles sont d'ailleurs, en dépit des travaux de Broca, Manouvrier, Volkov et Le Damany notamment, encore incomplètement connues.

α. *Torsion et autres modifications du tibia.* — Le tibia, par exemple, présente, en rapport avec la déviation de l'axe de la poulie astragalienne, une torsion de son extrémité inférieure en dehors qui a été signalée la première fois par Jaboulay (1)

(1) Jaboulay : Relation des segments des membres inférieurs dans leur orientation (cité par Volkov).

et mesurée par Volkov (1) auquel nous empruntons les chiffres suivants :

Gorille (moyenne d'après 10 sujets mâles)........	— 15°,7
Négritos (moyenne d'après 10 sujets mâles).....	+ 19°,7
Européens nouveau-nés (moyenne d'après 4 sujets mâles)..	+ 4°,7
Européens adultes (moyenne d'après 20 sujets mâles)..	+ 28°,6

Il est à remarquer aussi que la mortaise du tibia ne présente pas la même orientation chez l'Homme dont le pied est adapté à la marche sur le sol plan, que chez les Anthropoïdes arboricoles dont les pieds lorsqu'ils sont à terre reposent sur leur bord externe (Volkov), particularité en rapport avec la nécessité de leur adaption arboricole.

Rappelons également que la rétroversion des plateaux tibiaux, qui existe chez tous les Mammifères quadrupèdes marcheurs dont le tibia est toujours en flexion sur le fémur, et qui s'observe aussi chez les Anthropoïdes, n'existe plus chez l'Homme si ce n'est, comme l'a montré L. Manouvrier (2), dans les cas spéciaux de l'adaptation à la marche en flexion (populations préhistoriques qui s'adonnaient spécialement à la chasse et certaines populations sauvages actuelles) où elle est alors associée à la platycnémie.

5. *Torsion du fémur.* — De même que le tibia, le fémur de l'Homme possède une torsion notable qui a été étudiée notamment par Meyer, Schmidt, Meckel, Broca, Manouvrier, Le Damany. Elle a paru à certains auteurs être une conséquence de l'adaptation du pied à la marche.

Les Anthropoïdes présentent une torsion fémorale peu différente de la torsion humaine. Il est donc difficile, pour le moment, d'interpréter avec certitude la signification de ce caractère anatomique au point de vue de ses rapports avec l'attitude verticale et la marche bipède.

(1) Volkov : *loco citato.*

(2) L. Manouvrier : Étude sur la rétroversion de la tête du tibia et sur l'attitude humaine à l'époque quaternaire (*Mém. Soc. d'Anthrop.*, Paris, 1889).

Voir également, au sujet de la rétroversion des plateaux tibiaux, Collignon et Fraipont.

γ. *Saillie pilastrique et courbure fémorale.* — Si l'on compare un fémur d'Homme à un fémur d'Anthropoïde quelconque, on s'aperçoit immédiatement que l'un possède une saillie variable mais toujours très marquée de la ligne âpre, alors que cette dernière est absolument plate chez l'autre. De plus, chez l'Homme, les crêtes d'insertions musculaires qui constituent la ligne âpre sont très rapprochées, en quelque sorte confondues. Elle sont distinctes, au contraire, chez les Anthropoïdes; la ligne âpre paraît en quelque sorte dissociée.

L. Manouvrier (1) a montré que la saillie et la concentration, si l'on peut dire, de la ligne âpre étaient dues à l'extension des insertions du muscle vaste externe, qui joue, comme l'on sait, un rôle important dans l'attitude verticale. Ce muscle étant très réduit chez les Anthropoïdes, la ligne âpre est comme dissociée et ne fait aucune saillie à la face postérieure du fémur.

Si le fémur de l'Homme se différencie de celui des Anthropoïdes par la saillie de la ligne âpre, il s'en rapproche singulièrement par le fait qu'il présente généralement comme lui une courbure marquée à concavité postérieure.

Dans un récent mémoire, en collaboration avec P. Rivet (2), j'ai essayé de déterminer les facteurs de cette courbure existant à la fois chez deux catégories d'êtres présentant des adaptations aussi essentiellement différentes.

Nous sommes arrivés à établir que chez l'Homme et les Anthropoïdes cette courbure a une origine toute différente. Si chez le premier elle est due, ainsi que l'a montré L. Manouvrier, à l'extension de l'insertion du vaste externe, qui amène ainsi l'apparence d'un évidement de la région postérieure du fémur, elle est consécutive chez les seconds à l'allongement des fibres moyennes des muscles adducteurs qui s'insèrent, comme on le sait, sur la ligne âpre.

Ces muscles jouent en effet, chez les Anthropoïdes, dont les membres postérieurs s'écartent du bassin comme les membres antérieurs de l'Homme s'écartent du thorax, un rôle important

(1) L. Manouvrier : Étude sur les variations morphologiques du corps du fémur dans l'espèce humaine (*Bull. Soc. d'Anthrop.*, Paris, 1893).

(2) Voy. R. Anthony et P. Rivet : n° 29.

et ont besoin d'une longueur de fibres considérable surtout dans leur région moyenne. Or, comme le tissu osseux se place seulement là où les muscles laissent un espace vide, on conçoit comment le fémur a pu prendre une forme incurvée.

δ. *Platymérie.* — De même, Manouvrier (*loco citato*) a nettement établi que la platymérie de l'Homme, qui, associée souvent à la platycnémie, n'a rien de commun avec l'aplatissement fémoral des Anthropoïdes, est en rapport avec l'étendue des insertions du quadriceps fémoral, muscle qui joue, comme on le sait, un rôle important dans le maintien de l'attitude verticale.

ε. *Troisième trochanter et fosse hypotrochantérienne.* — Dans son étude sur le troisième trochanter de l'Homme et des animaux, E. Houzé (1) a soutenu que la présence de la fosse hypotrochantérienne chez l'Homme indique une plus grande étendue d'insertion du muscle grand fessier. Ce caractère lui paraît en rapport avec l'attitude verticale, puisque, ainsi qu'on le sait, le muscle grand fessier joue dans cette attitude un rôle important. Le développement du troisième trochanter est également en rapport avec l'étendue des insertions du muscle grand fessier, et, les Nègres, chez qui ces muscles sont moins développés que chez les Blancs, le possèdent rarement. Il est également exceptionnel chez les Anthropoïdes.

2° *Formes des ailes iliaques.* — Ainsi que nous l'avons montré à propos des arboricoles suspendus, les ailes iliaques s'étalent et s'évasent en dehors lorsqu'elles ont à supporter le poids des viscères. C'est précisément le cas de l'Homme, animal à attitude verticale, et, l'on comprend bien le processus qui a déterminé la forme bien connue des ailes iliaques humaines en forme de coupe, si différentes de celle de tous les autres Primates.

3° *Courbures vertébrales.* — Si nous examinons un animal nettement et exclusivement marcheur quadrupède, le Chien par exemple, nous nous rendons compte immédia-

(1) *Bull. et Mém. Soc. Anthr.*, Bruxelles, 1883.

tement que sa colonne vertébrale présente deux courbures fondamentales :

Une courbure cervicale convexe ventralement ;

Une courbure dorsale concave ventralement.

Le coccyx (queue) présente des courbures variées et modifiables à tous moments par le fait de l'action volontaire des muscles coccygiens.

La courbure cervicale des Quadrupèdes est en rapport avec la position de la tête relevée par les muscles de la nuque. Quant à la courbure dorsale, elle peut être comparée à celle d'un ressort supportant la masse des organes splanchniques. Elle se continue dans la région lombaire et le sacrum, de telle sorte que, depuis la première côte jusqu'au début du coccyx, le rachis présente une courbure à concavité ventrale.

Si du Chien, animal exclusivement marcheur quadrupède, nous passons à d'autres animaux qui possèdent une tendance marquée à se dresser sur leurs pattes de derrière, soit qu'ils soient sauteurs, comme le Kanguroo ou la Gerboise, soit qu'ils tiennent de l'arboricolisme cette tendance spéciale, nous voyons qu'à ces deux courbures cervicale et dorsale tend à s'ajouter une troisième située dans la région lombaire et convexe ventralement comme la courbure cervicale. L'Écureuil (1), par exemple, d'après Charpy, commence déjà à présenter un début de courbure lombaire.

La présence de cette courbure s'explique nécessairement par la nécessité dans laquelle se trouve l'animal de maintenir son équilibre lorsqu'il adopte une attitude plus ou moins verticale.

Si maintenant nous passons aux Singes inférieurs, aussi bien à ceux de l'ancien monde que du nouveau, c'est-à-dire à la fois aux Catarrhiniens et aux Platyrrhiniens, nous nous apercevons que, là encore, la courbure lombaire existe, et même les Singes, comme les Cynocéphales, qui tendent plutôt à devenir des marcheurs quadrupèdes qu'à rester des arboricoles, en possèdent encore une rudimentaire (Cunningham).

Les Anthropoïdes enfin présentent une courbure plus accen-

(1) Charpy : De la courbure lombaire et de l'inclinaison du bassin (*Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie*, Paris, 1885).

tuée. Suivant Cunningham (1), qui a spécialement étudié cette question, les chiffres exprimant les courbures lombaires de ces animaux seraient les suivants :

Chimpanzé	116
Orang	113
Gorille	108

Chez l'Homme enfin la courbure lombaire atteint son maximum et présente un rapport direct avec l'inclinaison du bassin sur le rachis, caractère étudié par Charpy.

L'attitude verticale a aussi pour conséquence d'amener la disparition des apophyses styloïdes des vertèbres, qui existent chez la plupart des Mammifères quadrupèdes et sont absentes chez l'Homme, et de provoquer la rétroversion des apophyses épineuses des vertèbres lombaires ainsi que de celles qui, parmi les vertèbres dorsales, donnent attache aux fausses côtes. Les apophyses épineuses de ces vertèbres sont en antéversion chez les Mammifères quadrupèdes caractérisés (2).

4° *Caractères particuliers du thorax.* — Dans un précédent chapitre nous avons parlé des caractères d'adaptation du squelette et de la musculature du thorax à l'adaptation arboricole.

Chez les arboricoles préhenseurs, et surtout chez l'Homme, par le fait d'une liberté plus grande de la main, ces caractères s'accusent encore davantage et nous ne pouvons mieux faire, pour leur étude, que de renvoyer au chapitre où il en a été question.

L'élargissement du thorax et du sternum chez l'Homme est plutôt en rapport avec la liberté du membre antérieur qu'avec l'attitude verticale proprement dite.

5° *Modifications du crâne et développement du cerveau* (3). — Si on considère un crâne de Carnassier, de Canidé, le Chien domestique par exemple, et, si, pour préciser davantage, on prend comme type de comparaison celui d'un Chien de race déterminée, à caractères bien accusés comme le Dogue des Pyrénées, on constate chez cet animal les particularités suivantes :

(1) Cunningham : *loco citato.*
(2) Voir à ce sujet, P. Broca : L'ordre des Primates. Paris, 1877.
(3) Voy. R. Anthony : 16, 18, 19, 22, 31.

1° La face est considérablement développée par rapport au crâne proprement dit. Le prognathisme est excessif.

2° L'axe de la base du crâne, du basion au prosphénoïde, est disposée suivant une ligne sensiblement droite.

3° Le plan du trou occipital regarde en arrière.

4° La mandibule ne présente aucune saillie mentonnière.

5° La dentition est très développée ; l'hétérodontie très marquée ; les canines, notamment, sont très longues et très aiguës, dépassant en hauteur les autres dents.

6° Les arcades zygomatiques sont massives et très distantes du crâne, disposition en rapport avec des muscles temporaux très épais, par conséquent très puissants.

7° Les muscles masticateurs sont extrêmement considérables. En particulier les crotaphytes, extrêmement épais, remontent très haut leurs insertions, et ces dernières, se rejoignant sur la ligne médiane sagittale, y ont provoqué l'apparition d'une crête en cimier particulièrement bien développée chez le Dogue des Pyrénées.

8° Les muscles de la nuque, d'autre part, très développés également, ont amené de leur côté la production d'une crête occipitale en forme de Λ très ouvert, du sommet duquel (inion externe) part la crête sagittale précédemment citée. L'ensemble de ces crêtes prend la forme d'un Y à ouverture postérieure qui divise en trois loges la surface cranienne. L'inion externe d'ailleurs, par le fait de l'extension des insertions des muscles de la nuque, est reporté très en avant.

9° L'encéphale est relativement petit : le télencéphale en particulier ne recouvre pas le cervelet; il est surbaissé et allongé d'avant en arrière : il imprime ses circonvolutions sur toute la face endocranienne avec une netteté qui se trouve en rapport direct avec le volume et la puissance des crotaphytes. Chez certains Carnassiers même, de la famille des Mustélidés, en particulier chez la Loutre et la Fouine par exemple, la paroi cranienne est tellement mince que les impressions des circonvolutions sont visibles non seulement sur l'endocrâne mais sur l'exocrâne lui-même : la paroi cranienne est comme emboutie sur le cerveau.

Dans une suite de notes et de mémoires (1) j'ai étudié expérimentalement sur le Chien, à la Station physiologique du Collège de France, les facteurs déterminants de cet ensemble de caractères.

Si nous observons un crâne de jeune Chien à la naissance nous constatons qu'à ce moment la face est relativement moins developpée par rapport au crâne et beaucoup moins prognathe que chez l'adulte. Le crâne, par contre, et par conséquent l'encéphale, est proportionnellement plus développé. Il est de forme plus arrondie, caractère d'ailleurs commun à tous les jeunes animaux, quel que soit le groupe auquels ils appartiennent.

D'autre part, les muscles temporaux, très distants l'un de l'autre, un peu comparables à ce point de vue à ceux de l'Homme, n'occupent que les parties latérales du crâne et sont très loin de se réunir sur la ligne médiane sagittale. De même, la limite d'insertion des muscles de la nuque est très distante des insertions des muscles temporaux. L'inion externe est simplement le sommet d'un Λ, au lieu d'être le centre d'un Y. Les arcades zygomatiques sont proportionnellement plus faibles et moins distantes de la paroi cranienne. Enfin le cerveau imprime peu ses circonvolutions sur l'endocrâne.

A mesure que l'animal avance en âge, et, sans doute, en raison du fait qu'il se sert de plus en plus de ses mâchoires, on constate que les muscles crotaphytes prennent un développement de plus en plus considérable dans le sens perpendiculaire à la direction de leurs fibres (ce qui détermine un plus grand écartement des arcades zygomatiques) et, cheminant l'un vers l'autre, finissent par atteindre la ligne médiane sagittale. De même, les muscles de la nuque, qui dans l'attitude horizontale jouent un rôle important pour soutenir le poids de la tête, augmentent de volume également, étendent leur insertion de plus en plus vers le vertex, de telle sorte qu'à un moment donné, se réunissant avec les crotaphytes, le confluent iniaque sus-indiqué se constitue. En même temps l'inion externe se déplace vers

(1) R. Anthony : 16, 18, 19, 22, 31.

Voy. également Schwalbe : Über die Beziehungen zwischen Innenform und Aussenform des Schädels (*Deutsch. Arch. f. kl. méd.*, 1902).

le vertex. Puis, augmentant encore d'épaisseur, les muscles temporaux et de la nuque provoquent la naissance, par ossification, des membranes fibreuses qui les séparent, des crêtes occipito-temporales et sagittale. En même temps que se produisent ces modifications musculaires, conséquences morphologiques d'une suractivité fonctionnelle, la dentition prend un développement excessif, la face devient très prognathe, le crâne s'allonge et l'encéphale prend peu à peu lui aussi la forme allongée d'avant en arrière et surbaissée qu'il possède chez l'adulte ; les impressions endocraniennes s'accentuent de plus en plus.

Ces caractères s'enchaînent les uns les autres d'une façon extrêmement étroite, et il est facile d'établir leur dépendance

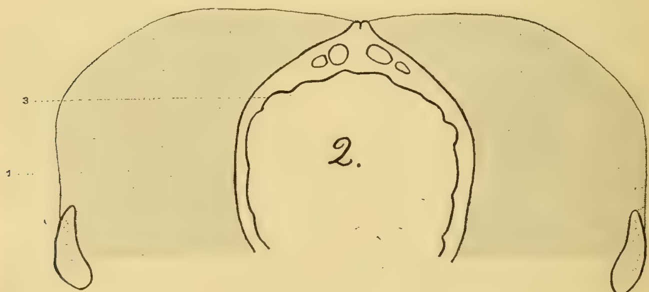


Fig. 68. — Coupe schématique transversale d'une tête de chien pour montrer le volume des muscles crotaphytes, leur réunion sur la ligne médiane sagittale, l'écartement et la robusticité des arcades zygomatiques, la netteté des impressions endocraniennes. — 1, crotaphyte ; 2, encéphale ; 3, crâne.

mutuelle. D'abord le développement de la face, de l'appareil masticateur, de la dentition, peut être considéré comme faisant partie intégrante de l'adaptation générale au régime carnassier. Les muscles crotaphytes, fonctionnant de plus en plus au cours de la croissance, augmentent de volume suivant le processus habituel et bien connu dans le sens perpendiculaire à la direction de leurs fibres et étendent ainsi leurs insertions. Ils finissent par envelopper le crâne à la façon d'une sangle, et la compression active qu'ils exercent par le fait de leur contraction à sa surface s'oppose dans une certaine mesure au développement

de l'encéphale, lequel tendrait également à croître dans toutes les directions. Le crâne est ainsi compris entre deux pressions en sens inverse, et les circonvolutions s'impriment vigoureusement sur sa face interne. A l'action des muscles temporaux s'ajoute celle des muscles de la nuque. Avec l'âge, la tête augmentant sans cesse de poids, ces muscles ont également besoin d'accroître leur puissance. Eux aussi augmentent leur volume, étendent leurs insertions et arrivent à compléter ainsi le casque musculaire qui recouvre la boîte cranienne et la comprime. En réalité, est-il besoin d'y insister, il n'est pas tout à fait exact de dire que le cerveau imprime ses circonvolutions sur l'endocrâne par le fait de la compression que subit la paroi cranienne. Il est plus exact de concevoir les choses comme se passant ainsi : l'os, tissu de remplissage, se développe où il peut, modelant en quelque sorte les circonvolutions, étant donné qu'en raison des motifs qui viennent d'être indiqués, il ne peut se développer en épaisseur.

Je crois avoir démontré la réalité de cette conception en supprimant, au cours de plusieurs expériences dont tous les résultats se confirment, l'un des muscles temporaux sur des Chiens nouveau-nés. Du côté opéré j'ai constamment constaté un développement plus considérable de l'hémicrâne et une moins grande netteté des impressions endocraniennes, comme si le cerveau eût été en partie libéré en quelque sorte (1).

Les Carnassiers n'ont évidemment rien à voir avec les Primates au point de vue phylogénique direct ; mais l'étude de leur morphogénie cranienne peut cependant nous aider à comprendre dans quelque mesure et par contraste celle diamétralement différente du crâne humain.

Chez les Singes, et en particulier chez les Anthropoïdes, qui par leurs caractères familiaux se rapprochent considérablement de l'Homme, alors qu'ils s'en éloignent si profondément par leurs dispositions adaptatives, on constate la présence de caractères analogues, mais même chez ceux où ces caractères sont le plus accusés ils sont loin d'atteindre le degré qu'on observe chez les Carnassiers de la famille des Canidés et des Mustélidés par exemple. Le développement de la face par rapport au crâne

(1) R. Anthony : n°s 16, 18, 19, 22, 31.

est moins considérable, le prognathisme, quoique très accusé encore, est plus faible ; la dentition tend vers l'homodontie : les canines par exemple, chez les grands Anthropoïdes notamment, tout en restant très puissantes chez quelques-uns, tendent à s'éloigner du type qu'elles affectent chez les Carnassiers, pour se rapprocher par leur forme des prémolaires. L'axe de la base du crâne, cessant d'être absolument rectiligne, commence à s'infléchir au niveau de la selle turcique, et, le plan du trou occipital tend à se rapprocher de l'horizontale. Les muscles temporaux, de même, sont moins développés d'habitude que chez les Carnassiers, quoique chez certains types cependant, comme le Gorille par exemple, ils arrivent à atteindre un développement considérable et que les crêtes sagittales soient extrêment marquées. Dans beaucoup d'espèces, ils ne se rejoignent pas sur le vertex.

Chez l'Homme les choses sont plus différentes encore. Là le crâne a pris par rapport à la face un développement considérable. Cette dernière est très réduite et le prognathisme est à son minimum. Les canines ne dépassent pas la série des autres dents, le plan de la base du crâne présente une inflexion considérable et caractéristisque ; le trou occipital regarde nettement en bas et même un peu en avant, et, le menton enfin présente la saillie que l'on connaît. Quant au crâne, il est énorme et globuleux. Les muscles crotaphytes gardent d'ailleurs chez l'adulte leur aspect infantile, c'est-à-dire qu'ils restent distants l'un de l'autre sans se rejoindre sur la ligne médiane. Ils restent également peu épais et les arcades zygomatiques sont toujours très rapprochées de la paroi cranienne. De même, la limite d'insertion des muscles de la nuque reste très éloignée du vertex, l'inion étant placé inférieurement et très en arrière. Quant à l'encéphale, très développé, il n'imprime pas ses circonvolutions sur l'endocrâne du vertex mais seulement sur celui de la base.

Comment cet ensemble de caractères a-t-il pu pendre naissance chez l'Homme ?

Il est d'abord aisé de concevoir comment la substitution de l'attitude verticale et de la marche bipède à l'arboricolisme a pu donner une plus grande liberté aux membres antérieurs, et la

main se spécialisant dans la préhension, ne servant plus au marcher ni au grimper, mais seulement à la capture des proies ainsi qu'à d'autres usages qui relèvent de la préhensilité, l'appareil masticateur a perdu de son importance, ne servant plus à la préhension mais seulement au broiement de la nourriture. Ainsi s'explique à la fois la régression du système dentaire et la diminution d'importance au point de vue morphologique des muscles temporaux, laquelle est d'ailleurs la conséquence de leur diminution d'importance physiologique.

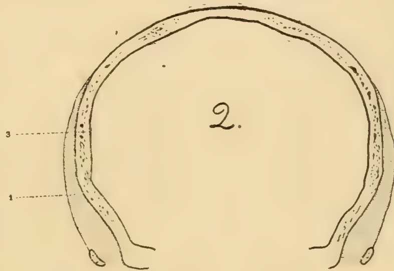


Fig. 69. — Coupe schématique transversale du crâne de l'Homme pour montrer la diminution de volume des muscles crotaphytes, leur écartement de la ligne médiane sagittale, le rapprochement et la gracilité des arcades zygomatiques, l'absence d'impressions endocraniennes à la région de la voûte. — 1, crotaphyte ; 2, encéphale ; 3, crâne.

La diminution d'importance des muscles masticateurs entraîne une diminution du prognathisme, qui a elle-même pour conséquence l'inflexion maximum qui existe chez l'homme de la base du crâne, l'orientation particulière du plan du trou occipital également en rapport direct avec l'attitude verticale, le développement de la saillie mentonnière.

On assiste déjà, chez les Primates, à un commencement de ce processus évolutif ; leur main est devenue un organe de préhension, aussi leur face et leur appareil masticateur sont-ils, toutes choses égales d'ailleurs, moins développés par rapport à leur crâne que chez les Carnassiers.

La diminution de volume des muscles temporaux paraît enfin avoir une autre conséquence sur laquelle nous avons insisté à maintes reprises dans les mémoires cités ci-dessus.

Comme il a été dit plus haut, chez les Carnassiers, les muscles temporaux, augmentant de volume avec l'âge, arrivent à enserrer le crâne dans une sorte de sangle et exercent à sa surface une compression énergique s'opposant dans une certaine me-

sure au développement du cerveau. Chez l'Homme, au contraire, en raison du rôle peu important qu'ils jouent, ces muscles restent toujours peu développés et n'exercent en fait aucune compression sur le crâne. Le cerveau peut par conséquent se développer en toute liberté et le crâne, cédant sous sa pression, se dilate pour prendre la forme globuleuse dont on commence à constater l'existence chez les Primates lorsque, à cet égard, on les compare aux Carnassiers par exemple.

Mais, quelle que soit l'importance de ce facteur, l'expansion du cerveau chez l'Homme paraît être surtout, comme on l'a dit, déterminée par l'ensemble des conditions qui multiplient les contacts de l'individu avec le milieu qui l'entoure, et dans un travail tout récent, paru au moment où je corrigeais mes épreuves, M. Jousset de Bellesme (*Des causes de l'évolution du cerveau pendant les temps préhistoriques*) attribue à la libération de la main de toutes fonctions locomotrices un rôle prépondérant à cet égard.

Mon intention n'est point ici d'étudier en détail la question compliquée de la morphogénie cérébrale. Je consacre d'ailleurs en ce moment avec M. A. S. de Santa Maria, une série d'études sur ce sujet. Je me bornerai à dire cependant que probablement les plissements transversaux, sillons rolandiques, prérolandiques et postrolandiques, qui existent sur le neopallium des Primates doivent leur existence à cette forme sensiblement sphérique qui s'oppose à la forme allongée du cerveau des Carnassiers et des Ongulés, dont les sillons affectent d'ailleurs une direction générale d'avant en arrière. Au surplus la présence de sillons verticaux nettement marqués est toujours associée chez les Mammifères à une forme télencéphalique plus ou moins sphérique. Les Cétacés et les Éléphants sont à rapprocher de l'Homme à cet égard.

Chez ce dernier, le cerveau n'imprime plus ses circonvolutions à l'endocrâne du vertex, mais seulement à celui de la base, par le fait de l'action de la pesanteur.

Il en résulte qu'en somme la libération de la main de toute fonction locomotrice, sa spécialisation pour le tact et la préhension, conséquence de l'acquisition de l'attitude verticale, paraissent pouvoir être considérées directement ou indirectement

comme les conditions du développement cérébral chez l'Homme. E. Houzé (1) a attiré l'attention sur une autre cause possible de l'augmentation de volume du cerveau chez l'Homme. La libération du membre antérieur et l'activité dont il devient le siège, chez le Primate arboricole devenu marcheur terrestre, pourrait, d'après cet auteur, entraîner une augmentation de volume du cerveau dans la région rolandique.

En même temps, l'acquisition de l'attitude verticale a produit une autre conséquence. Le crâne se trouvant en équilibre sur la colonne vertébrale, les muscles de la nuque, qui dans une attitude plus ou moins horizontale avaient besoin d'être particulièrement puissants pour soutenir le poids de la tête, sont alors presque sans nécessité. Aussi leur surface d'insertion est-elle très limitée, et ce fait contribue encore à permettre à l'encéphale de se développer. C'est également par ce même mécanisme que peut s'expliquer le recouvrement du cervelet par le cerveau chez l'Homme, le cerveau tendant à s'étaler suivant les lois de la pesanteur.

Les races humaines fossiles, et particulièrement celle de Neanderthal (Pleistocène moyen) qui est actuellement en passe d'être la mieux connue, grâce aux récentes découvertes de la Dordogne et de la Charente et aux travaux de M. Boule (2) sur l'Homme de la Chapelle-aux-Saints, constituent, à beaucoup d'égards et au point de vue du crâne et de la face, le terme de passage entre les Primates arboricoles et les Hommes actuels.

Leur prognathisme, plus accusé que chez l'Homme actuel, l'est nettement moins que chez les Anthropoïdes et au point de vue des rapports de dimensions du crâne et de la face ils sont également intermédiaires entre ces derniers et l'Homme actuel, même dans les races les plus inférieures. Comme les Singes, ils présentent l'absence de fosse canine, et leur face offre de ce fait, l'aspect d'un véritable museau. La saillie menton-

(1) E. Houzé : L'Aryen et l'Anthroposociologie (*Notes et mém. de l'Institut de sociologie Solvay*, 1906).

(2) M. Boule : L'Homme fossile de la Chapelle-aux-Saints (première note : l'*Anthropologie*, 1908, — deuxième note, l'*Anthropologie*, 1909). Le mémoire complet de M. Boule, ainsi que le mémoire de M. Henri Martin sur l'Homme de la Quina, sont en cours d'impression au moment où j'écris cette note ajoutée sur les épreuves.

nière est à peine indiquée, et, ce caractère est encore plus accusé sur la mâchoire pleistocène inférieure de Mauer. Chez l'Homme de la Chapelle-aux-Saints, le trou occipital occupe une position intermédiaire entre celle qu'il a chez l'Homme actuel et celle qu'il affecte chez les Anthropoïdes. La forme de son encéphale enfin se rapproche beaucoup de celle des Anthropoïdes. Le cerveau de l'Homme de la Corrèze est allongé et surbaissé comme le leur, au lieu d'être arrondi comme chez les Hommes de notre race (1). Les mêmes caractères se retrouvent parfois, dans une beaucoup plus faible mesure il est vrai, chez les Hommes de races dites inférieures, Hottentots et Australiens par exemple.

La forme du nez chez l'Homme (saillie et ouverture inférieure des narines) est considérée par H. Friedenthal comme un dispositif favorable à la préservation, dans l'attitude verticale, des voies respiratoires contre le vent et la poussière. Cette manière de voir est très admissible, mais nous ne nous rendons pas encore compte des facteurs primaires qui ont pu déterminer cette disposition morphologique.

Les formules dentaires dans les différentes familles de Primates sont, on le sait, les suivantes :

Cebidæ	$I, \frac{2}{2} + C, \frac{1}{1} + pm\,\frac{3}{3} + m\,\frac{3}{3}$.
Hapalidæ	$I, \frac{2}{2} + C, \frac{1}{1} + pm\,\frac{3}{3} + m\,\frac{2}{2}$.
Cercopithecidæ ...... } Anthropoïdes .... } Homme............. }	$I, \frac{2}{2} + C, \frac{1}{1} + pm\,\frac{2}{2} + m\,\frac{3}{3}$.

De ce tableau il ressort immédiatement ce fait extrêmement important et classique qu'alors que les Singes d'Amérique possèdent trois prémolaires, ceux de l'ancien monde n'en possèdent que deux.

Ce semble être là un caractère extrêmement important d'origine très ancienne et qui rapproche l'ensemble des Singes américains (Hapalidæ et Cebidæ) des Mammifères primitifs,

(1) M. Boule et R. Anthony : n° 35.

ancêtres des Primates dont la formule dentaire devait être très voisine de celle de nos Insectivores actuels. La formule du *Gymnura Rafflesii* est, on le sait, la suivante :

$$I, \frac{3}{3} + C, \frac{1}{1} + pm \frac{4}{4} + m \frac{3}{3}.$$

Par quel processus les Primates de l'ancien monde en sont-ils venus à perdre une paire de prémolaires, c'est ce sur quoi nous ne pouvons nous prononcer, mais il semble évident que la perte d'une molaire chez les Hapalidae, caractère faisant de ces animaux des types plus évolués que les Cebidæ, est en rapport avec la prédominance plus accentuée chez ces Singes (dont le cerveau, en raison de leur petite taille, est plus considérable par rapport à la masse du corps que chez les autres) du crâne sur la face, ou, ce qui revient au même, la diminution du prognatisme facial.

Chez les Singes de l'ancien monde (Cercopithecidæ et Anthropoïdes), il existe encore trois molaires bien développées. Mais, chez l'Homme, le même processus se constate, en ce qui concerne la dernière molaire, que chez les Hapalidæ. Ainsi qu'à Houzé (1) il nous semble que cette régression de la dernière molaire est en rapport étroit avec la régression faciale, la diminution du prognathisme, conséquence de l'établissement de l'attitude verticale. Non seulement son apparition est infiniement retardée, sa taille, surtout pour l'inférieure, plus petite que celle des autres molaires, mais encore sa forme et sa position sont infiniment variables, surtout dans les races élevées. Pour la dent supérieure, les deux tubercules internes sont souvent confondus et ses trois racines souvent soudées. De même les deux racines de la dent inférieure sont souvent soudées également.

Enfin, chez l'Homme, les canines sont, nous l'avons vu, moins accentuées que chez les autres Primates, tendant à perdre leur forme acuminée pour se rapprocher de celle des molaires. Il y a également là une connexion avec la diminution d'importance de l'appareil masticateur.

(1) E. Houzé : Pourquoi et comment perdons-nous la troisième molaire (*Bull. et Mém. Soc. R. Sc. méd. et nat.*, Bruxelles, 1903).
Le problème de l'origine de l'homme (*Bull. soc. Anthrop.*, Bruxelles, 1911).

6° *Caractères particuliers de la myologie de l'Homme en rapport avec l'attitude verticale et la marche bipède.* — Ces caractères particuliers pourraient se diviser en deux catégories :

1° Ceux qui sont en rapport avec l'attitude verticale et la disposition des parties squelettiques qui en est la conséquence ;

2° Ceux qui sont en rapport avec l'adaptation du pied à la marche.

1° *Dispositions musculaires en rapport avec l'attitude verticale.* — Chez l'Homme, le crâne étant en équilibre sur le rachis, les muscles de la nuque ont, comme nous l'avons dit, diminué de volume par le manque d'usage. La région nuchale qui est convexe, aussi bien chez les Marcheurs quadrupèdes que chez les Anthropoïdes arboricoles, est concave chez l'Homme. La régression des muscles de la nuque a entraîné les modifications craniennes dont il a été parlé plus haut. En même temps que les muscles de la nuque, le ligament cervical, devenu à peu près inutile, a diminué de volume et d'importance, et, parallèlement, on constate la brièveté des apophyses épineuses des vertèbres du cou.

Par le fait de la disposition linéaire des articles des membres, les insertions musculaires se sont rapprochées des articulations. On constate au membre inférieur, par exemple, que les muscles biceps, droit interne, demi-tendineux et couturier, qui, chez les Quadrupèdes et même chez les Anthropoïdes, s'attachent sur le tibia à une certaine distance de l'articulation, s'insèrent chez l'Homme à son voisinage immédiat. Il en est de même des jumeaux à leur extrémité supérieure : ces muscles s'attachent, chez les Marcheurs quadrupèdes, à une assez grande distance des condyles fémoraux; chez l'Homme, au contraire, leur insertion en est beaucoup plus rapprochée. C'est même, à notre avis, cette particularité qui fournit un des arguments les plus importants pour permettre d'affirmer que le fémur du Tétraprothomo, ce prétendu ancêtre de l'Homme décrit par Fl. Ameghino, n'a pu appartenir à un arboricole en voie d'évolution vers le type humain, mais bien plutôt à un animal spécialisé dans l'adaptation à la marche quadrupède terrestre.

La perte de puissance qui serait résultée pour les muscles des membres du fait du raccourcissement des bras de levier

est compensée par une augmentation de volume des corps musculaires. Les muscles des membres de l'Homme ont un aspect renflé qui constraste avec l'apparence grêle de ceux des Anthropoïdes.

L'exemple bien connu du grand fessier, si volumineux chez l'Homme et si réduit chez tous les autres Mammifères y compris les Anthropoïdes, est topique à cet égard. On pourrait encore citer celui des muscles jumeaux dont la saillie constitue le mollet.

Ces différents muscles sont d'ailleurs maintenus dans la station en un état de contraction à peu près permanente, ce qui contribue encore à accroître l'augmentation de leur volume.

A ce même ordre de modifications se rattache la disparition, chez l'Homme, du muscle dorso-épitrochlearis qui existe chez tous les Singes, reliant le tendon du grand dorsal à l'épithochlée. Ce muscle ne s'observe que très exceptionnellement chez l'Homme, et encore à un état plus ou moins avancé de réduction.

Par la disposition des muscles du thorax, l'Homme se rapproche beaucoup des Anthropoïdes. Chez ces derniers cependant le muscle pectoral profond manifeste encore quelque tendance à s'insérer à la tête humérale, comme chez tous les Mammifères quadrupèdes marcheurs. Chez l'Homme, l'insertion de ce muscle se fait normalement à l'apophyse coracoïde elle-même, en raison du contact plus intime qu'il prend avec cette portion osseuse particulièrement développée (Voy. R. Anthony, n° 33).

2° *Dispositions musculaires en rapport avec l'adaptation du pied à la marche.* — Nous n'y insisterons pas longuement.

Chez les Anthropoïdes, les muscles du pied, comme ceux de la main, présentent une complexité en rapport avec la liberté des mouvements des doigts. De plus, un ensemble de muscles président aux mouvements d'opposabilité de l'hallux.

Chez l'Homme, par le fait de l'adaptation à la marche, les muscles du pied se simplifient, et les faisceaux de l'adducteur qui assurent chez les Anthropoïdes les mouvements d'opposabilité de l'hallux s'atrophient. Alors que ce muscle est représenté chez les Singes par un ensemble de faisceaux contigus et très puissants, ces faisceaux se séparent chez l'Homme en

deux groupes qui semblent, par le fait de leur direction nouvelle, tendre à maintenir l'hallux rapproché des autres doigts (faisceaux transverse et oblique ; ce dernier jouant en même temps le rôle de fléchisseur) (1).

III. — Passage de l'adaptation arboricole à la locomotion aérienne.

Un certain nombre de Vertébrés (appartenant tous aux groupes des Mammifères et des Reptiles) adaptés à la locomotion aérienne proviennent incontestablement d'une souche arboricole et ont même conservé jusqu'à un certain point les habitudes de leur ancienne adaptation.

On peut, au point de vue physiologique, artificiellement par conséquent, les diviser en deux catégories :

Les animaux à parachute, c'est-à-dire à locomotion aérienne purement passive ;

Les animaux volants proprement dits, c'est-à-dire à locomotion aérienne active.

A. — *Animaux à parachute.*

Parmi les animaux arboricoles, il en est de peu différenciés encore des animaux à marche terrestre, dont l'adaptation relativement peu avancée leur permet seulement de progresser le long des troncs et des branches des arbres en s'y cramponnant à l'aide de leurs griffes.

L'Écureuil de nos bois est un type de ce genre d'adaptation, et, chacun de nous a pu voir en forêt ce gracieux animal, soit grimpant le long d'un tronc d'arbre auquel il paraît quelquefois accolé, soit s'élançant d'un arbre à l'autre, à travers l'espace, les quatre membres et la queue (qu'il possède touffue et dont les poils s'écartent dans l'air) étendus comme s'il voulait essayer de constituer par l'étalement de tout son corps une sorte de parachute momentané destiné à lui permettre de parcourir dans l'espace, sans tomber à terre, un trajet plus long.

Mais si, au lieu de l'Écureuil commun de nos bois, nous con-

(1) Voir à ce sujet Lebouco : Les muscles adducteurs du pouce et du gros orteil (*Arch. de Biologie*, 1893).

sidérons certains Rongeurs exotiques de la même famille, des Sciuridés, par exemple, le Sciuroptère, l'Eupetaurus ou le Pteromys, nous voyons qu'au point de vue qui nous occupe, ces animaux sont remarquablement mieux partagés. Le long de leurs flancs flotte une large membrane constituée par un repli de la peau reliant le membre antérieur au membre postérieur et constituant un véritable parachute. Cet appareil, auquel on donne le nom de patagium ou plus exactement de plagiopatagium, est complété en avant par une autre membrane, le propatagium, qui ferme en partie le pli du coude, et en arrière par un métapatagium remplissant partiellement le pli fémoro-tibial, englobant parfois la racine de la queue.

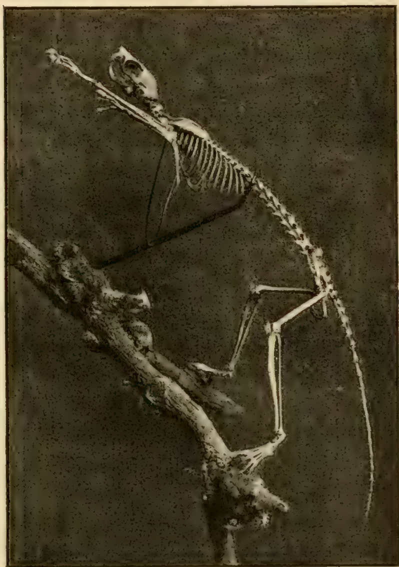


Fig. 70. — Squelette d'*Anomalurus*. Collection M. de Rothschild. Pour montrer la disposition du processus olécranien.

Le plagiopatagium est particulièrement bien développé chez le Pteromys et est supporté en avant par un prolongement cartilagineux qui s'attache au poignet.

Chez l'Anomalurus africain, type d'une famille voisine de celle des Sciuridés, le processus cartilagineux contenu à l'intérieur du patagium se détache de l'olécrâne et permet peut-être à l'animal de modifier volontairement et d'une façon déjà plus précise l'orientation de son parachute.

Les Marsupiaux, dans la famille des Phalangeridæ comprennent un certain nombre de types munis de parachutes, le Petauroïdes, le Petaurus et l'Acrobate, par exemple.

Chez ces trois animaux, le système patagial est d'un type très voisin de celui des Rongeurs précités ; chez le Petauroïdes et le Petaurus, la queue, épaisse et touffue, et dont les poils s'étalent dans l'air au moment de l'essor, doit aider considérablement le patagium au point de vue fonctionnel. Chez l'Acrobate, enfin, la queue participe même, morphologiquement si l'on peut dire, à la disposition du parachute, par ce fait que les poils qui la garnissent sont disposés à droite et à gauche suivant un plan bilatéral.

Dans les forêts de l'Archipel malais, on rencontre un animal extrêmement particulier, que certains auteurs classent dans les Insectivores vrais, d'autres au voisinage des Chéiroptères, d'autres dans les Lémuriens; d'autres enfin, et, avec raison, semble-t-il, n'hésitent pas à le considérer comme le type d'un sous-ordre à part, c'est le Galéopithèque.

Si cet animal ne semble pas pouvoir être considéré comme un survivant du type ancestral des Chéiroptères, il est cependant évident qu'il permet, jusqu'à un certain point, de se rendre compte du genre d'évolution qu'ont subie ces animaux pour passer de l'état de Mammifères terrestres et sans aucun doute arboricoles à celui des Mammifères volants.

Le parachute du Galéopithèque se compose d'un plagiopatagium s'étendant de la main au pied du même côté, d'un propatagium bien développé fermant, comme d'habitude, le pli du coude, et d'un métapatagium englobant une queue extrêmement grêle très semblable à celle des Chauves-souris insectivores. Ce plagiopatagium est très voisin comme constitution de la membrane alaire des Chauves-souris, et, cette disposition, unique chez les Mammifères à parachute, indique nettement qu'au point de vue fonctionnel cet animal tend manifestement à s'écarter du type purement parachute pour se rapprocher du type volant.

Parmi les Lémuriens de Madagascar, certains Propithèques, remarquables par l'étendue des sauts qu'il effectuent, présenteraient aussi, d'après Beddard, un développement particulier du repli cutané latéral entre le bras et le corps, disposition qui suggère l'idée d'un parachute rudimentaire. Au moment de s'élancer dans l'espace, le Propithèque tendrait

cette membrane en élevant les bras au-dessus de la tête (1).

Quoi qu'il en soit, si le parachute du Propithèque est si réduit qu'on peut même discuter sur sa présence réelle, il n'en est point de même de celui du *Microcebus minor minor* E. Geoffr.



Fig. 71. — *Microcebus minor minor* E. Geoffr. Vue dorsale.

Il existe dans les collections d'anatomie comparée du Muséum un lot de 9 de ces animaux, jeunes et adultes, rapportés autrefois de Madagascar, par M. Geay et catalogués sous le n° 1906-144. J'ai eu recours à M. Kollmann pour vérifier leur

(1) Une figure de A. Milne Edwards et A. Grandidier. Histoire naturelle des Mammifères de Madagascar, 1875, Pl. VII (*Propithecus coronatus* Gray), rend bien compte de cette attitude.

détermination spécifique. Tous possèdent un plagiopatagium bien développé, reliant le membre antérieur depuis le coude au membre postérieur jusqu'au genou. Ces animaux ont le dos de couleur grise et le ventre de couleur blanche. La limite des



Fig. 72. — *Microcebus minor minor* E. Geoffr. Vue ventrale.

deux couleurs coïncide avec le bord du plagiopatagium qui est ainsi nettement frangé de blanc. Mieux qu'une description, les figures 71 et 72, rendent nettement compte de cette particularité intéressante qui me semble, autant que je suis informé, avoir échappé jusqu'ici aux auteurs.

Le *Microcebus minor minor* présente d'ailleurs l'apparence générale d'un petit écureuil.

En résumé, chez les Mammifères arboricoles, l'adaptation à la vie aérienne se manifeste d'abord par une disposition physiologique transitoire (1) celle que prennent, par exemple, les extrémités, la queue et jusqu'aux poils de l'écureuil, au moment de l'essor ; lorsque la disposition anatomique permanente commence à s'établir, les poils qui se trouvent à la limite des régions dorsale et ventrale s'alignent d'abord en frange, comme cela se voit déjà très bien chez le Propithèque, puis enfin, un véritable patagium se constitue, et, chez les types les plus évolués, il contient même à son intérieur une ébauche d'appareil de soutien.

En dehors des Mammifères, les animaux à parachute sont assez répandus parmi les Vertébrés et, comme il a été dit plus haut, on les trouve toujours exclusivement parmi les animaux arboricoles.

Si des Mammifères on passe aux Reptiles, on remarque que, dans le groupe des Sauriens, le Gecko volant (*Ptychozoon homalocephalum* Crev.) possède sur les côté latéraux du corps une frange membraneuse et même entre les doigts une palmature assez analogue à celle qu'on remarque chez les Batraciens volants dont il sera question plus loin.

Dans le même groupe, le Dragon (*Draco volans* Linn.) des Indes orientales et de l'Archipel malais possède, lui aussi, un patagium, mais déja plus compliqué et qui contient dans son intérieur une armature osseuse faite de prolongements d'un certain nombre de côtes susceptibles, lorsque l'animal est au repos, de se rabattre le long du corps.

Le squelette du patagium du Dragon mérite qu'on s'y arrête quelques instants. La première côte à partir du sternum est réduite à sa portion vertébrale. Les deuxième, troisième et quatrième côtes, composées des trois parties qu'elles présentent chez les Reptiles (côte vertébrale, côte intermédiaire, cote ster-

(1) Nous avons souvent insisté sur ces dispositions physiologiques transitoires qui précèdent l'adaptation morphologique. Nous en avons signalé un curieux exemple a propos des Mollusques acéphales, dans notre travail paru dans ce même journal, en 1904, sur l'adaptation à la fixation pleurothétique chez les Mollusques acéphales.

nale), forment des boucles de plus en plus allongées à mesure qu'on suit leur série d'avant en arrière. La cinquième côte se disjoint en deux tronçons : un tronçon rachidien démesurément allongé, qui se compose de la côte vertébrale et de la côte intermédiaire, un tronçon sternal plus court et recourbé vers le tronçon rachidien. Les quatre côtes qui suivent sont réduites au tronçon rachidien. C'est l'ensemble de ces tronçons rachidiens qui constitue l'armature du patagium. Les côtes suivantes sont uniquement des côtes vrt é rales.



Fig. 73. — Disposition schématiane des côtes chez le *Draco volans* L. Côtes vertébrales et sternales en noir. Côtes intermédiaires en blanc. R, ligne rachidienne ; S, ligne sternale.

Le Dragon possède une autre particularité, c'est la possibilité de gonfler son plagiopatagium à la façon d'un ballon et de diminuer ainsi son poids spécifique. Il serait intéressant d'étudier en détail les dispositions anatomiques qui permettent une telle particularité (1).

Quoi qu'il en soit, la complication du parachute et les mouvements dont il est nécessairement le siège, étant données ses connexions avec les côtes, marquent peut-être chez cet animal, comme chez l'Anomalure, la tendance à la possession d'un appareil véritablement volant.

Le Chlamydosaurus d'Australie possède enfin autour du cou un large repli membraneux en forme de fraise qui paraît pouvoir également, dans certains cas, remplir le rôle d'un parachute. Ce repli existe d'ailleurs aussi, quoique moins développé, chez le Dragon, où il s'ajoute au patagium.

(1) K. Deninger : Uber das Fliegen der fliegenden Eidechsen Naturw. (*Wochenschr. Neue Folge*, IX, Bd. 1910).

Il existe enfin une dernière forme de patagium développé entre les rayons digités; on peut lui donner le nom d'acropatagium. Il existe très développé à l'exclusion de tout autre chez un Batracien anoure, d'habitudes arboricoles, le *Rhacophorus Rheinardi*.

B. — *Animaux volants proprement dits.*

L'appareil volant des Chéiroptères est un patagium composite, à la fois plagiopatagium, acropatagium, propatagium et métapatagium. Mais cet appareil prend, chez ces animaux, des proportions considérables et, cessant d'être d'un fonctionnement purement passif, il devient un véritable organe actif du vol.

Il semble évident que les Chéiroptères, adaptés à une variété de vol ramé, proviennent, comme les Mammifères précédents, d'une souche arboricole, et le Galéopithèque actuel peut très bien donner une idée de ce que fut le type organique de leur précurseur. Tout indique chez eux, en effet, l'origine arboricole.

D'abord un certain nombre d'entre eux, les Mégachéiroptères, ou Chauves-souris frugivores, ont conservé l'habitude de se tenir dans les arbres, où elles se suspendent par les extrémités postérieures.

Quant aux Microchéiroptères, ou Chauves-souris insectivores, si elles ne vivent pas habituellement dans les arbres, elles se suspendent, le jour, dans des grottes, d'une façon tout à fait analogue aux Roussettes.

Le pied des Chéiroptères est adapté, comme on l'a vu, à la suspension arboricole.

Certaines Chauves-souris, les Chéiromeles, ont même au pied un pouce préhensile, tout comme les Lémuriens, les Primates et les Marsupiaux pédimanes.

En outre, tout dans leur organe alaire dénonce une origine patagiale, et le patagium est essentiellement, comme nous le verrons plus loin, un organe dont la roduction est directement liée à l'adaptation arboricole. Enfin, la forme de leurs membres postérieurs, celle de leur queue, très semblable, chez les Micro-

chéiroptères, à celle du Galéopithèque, militent également en faveur de cette manière de voir.

Le patagium des Chéiroptères comporte, comme celui des animaux précédents, trois parties essentielles :

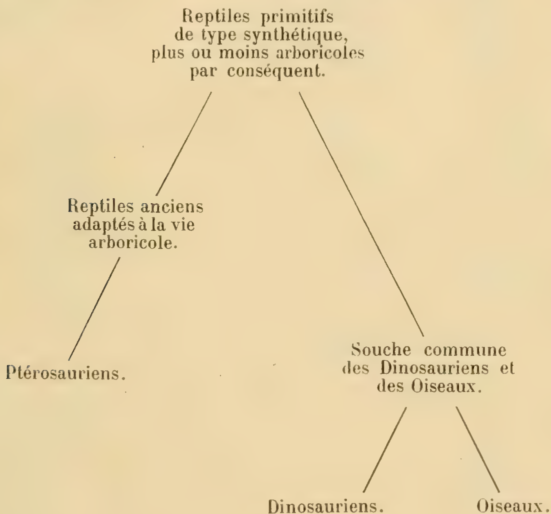
1° Un propatagium fermant le pli du coude, mais ici très étendu et allant souvent depuis l'épaule jusqu'au poignet.

2° Un patagium proprement dit, ou plagiopatagium, d'une étendue considérable et soutenu par des pièces squelettiques importantes, les doigts 2, 3, 4 et 5 de la main considérablement allongés et doués de mouvements de flexion et de rapprochement. Quant au doigt 1, il n'entre pas dans la constitution de la membrane alaire et, muni d'une griffe puissante, il joue simplement un rôle au point de vue de l'existence arboricole. Chez les Roussettes, enfin, le doigt 2, bien qu'entrant dans la constitution de l'aile, possède encore une griffe.

3° Un métapatagium, qui est, chez la plupart des Mégachéiroptères, analogue à celui du Galéopithèque, présentant en outre d'habitude, comme appareil de soutènement supplémentaire, une longue apophyse cartilagineuse partant du calcaneum. Chez les Mégachéiroptères et quelques Chauve-souris insectivores, le Desmode et le Cheiromeles notamment, le métapatagium est incomplètement développé.

Il existe aussi, ou mieux il existait jadis, dans le groupe des Reptiles, des animaux volants proprement dits, possédant un patagium analogue a celui des Chauves-souris, mais essentiellement distincts des Sauriens volants que nous venons d'examiner. Ce sont les Ptérosauriens, qui sont avec les Oiseaux, au point de vue adaptatif, les plus perfectionnés des Vertébrés à vie aérienne. Le Ptéranodon, type très spécialisé, était sans aucun doute, comme certains Oiseaux actuels, secondairement adapté au vol passif à voile. Les premières traces des Ptérosauriens se rencontrent dans le Rhétien, c'est-à-dire dans le Jurassique le plus ancien, et elles disparaissent après le Crétacé moyen. Bien que certains auteurs, se basant sur les caractères morphologiques des plus évolués d'entre eux et prenant évidemment des convergences adaptives pour des caractères de parenté, aient voulu en faire des proches parents des Oiseaux, les Ptérosauriens sont incontestablement des Reptiles au sens

le plus étroit du mot. Au point de vue spécial qui nous occupe, ils sont surtout caractérisés par la présence d'un patagium jouant, comme celui des Chéiroptères, le rôle d'organe actif dans la locomotion aérienne. La présence de ce patagium, ainsi d'ailleurs que la structure de leur extrémité postérieure, très semblable par ses caractères adaptifs à celle des Chauves-souris, ne peut s'expliquer que par une descendance arboricole directe, de telle sorte que les rapports de parenté des Ptérosauriens et des Oiseaux paraissent en réalité être très lointains et, dans l'état actuel de la documentation, ne paraissent pouvoir être exposés que de la façon résumée suivante :



Ce serait par le fait d'une simple convergence adaptative que les Ptérosauriens et les Oiseaux en seraient venus à se ressembler.

Les organes du vol des Ptérosauriens paraissent, autant que permettent de nous en rendre compte un certain nombre de documents paléontologiques particulièrement bien conservés, avoir été disposés de la façon suivante :

1° Un propatagium fermant le pli du coude.

2 Un plagiopatagium considérable, s'étendant entre le membre antérieur et le membre postérieur, et soutenu par le doigt 5

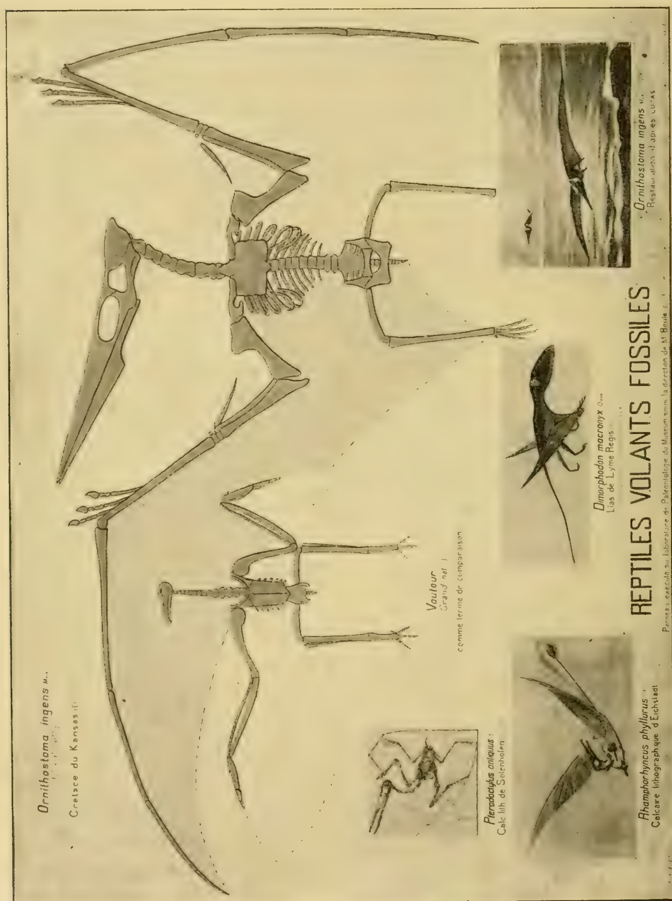


Fig. 74. — Panneau ayant figuré aux Expositions de locomotion aérienne (1910 et 1911).

très allongé. Le doigt 1 était absent et les doigts 2, 3 et 4, qui n'entraient pas dans la constitution de l'organe du vol, étaient munis de griffes et jouaient peut-être un rôle dans

l'existence arboricole que ceux de ces animaux non spécialisés pour le vol à voile menaient sans doute, comme les Chéiroptères d'aujourd'hui, en plus de leur existence aérienne.

3° Un métapatagium enfin qui, dans certains cas, se réduisait à une membrane fémoro-tibiale. Chez certains Ptérosauriens à longue queue, comme le Ramphorynchus, cette dernière se terminait par une palette membraneuse dépendant sans aucun doute, au point de vue morphologique, du métapatagium.

Enfin, si certains auteurs, comme Nopcsa (1), ont soutenu que les Oiseaux dérivaient de Reptiles coureurs et sauteurs, d'autres, comme Hay (2), ont soutenu tout récemment, se basant sur la forme de l'extrémité antérieure de l'Oiseau le plus primitif et le plus ancien, l'Archéopteryx, qu'ils dérivent directement de formes reptiliennes arboricoles. La spécialisation à la vie aérienne que présentent les Oiseaux est telle actuellement qu'il nous paraît difficile de trancher cette question ; aussi préférons-nous ne pas insister.

Quelle est la signification morphologique du patagium ? Comment et par quel processus un organe aussi spécial a-t-il pu se développer? Faire intervenir la seule sélection naturelle et dire qu'il existe parce qu'il était avantageux à l'animal arboricole pour changer de demeure sans être obligé de redescendre à terre suffit pour permettre de se rendre compte des raisons qui ont fait que cet organe persiste, mais cela ne nous dit pas comme il a pu naître. C'est là précisément ce qu'il est vraiment intéressant et utile de rechercher, les causes mécaniques réelles, les facteurs morphogéniques directs qui ont pu déterminer la production du phagiopatagium et de ses annexes.

M. Edm. Perrier a donné à ce propos, dans son cours au Muséum d'Histoire naturelle (1907), une explication qui semble être des plus plausibles. Il convient de remarquer, tout d'abord, que les arboricoles, et les arboricoles seuls, possèdent un patagium. Lorsque nous regardons des animaux du type des

(1) Nopcsa : Ideas on the origin of Flight (*Proceed. zool. Soc. London*, 1907).
(2) Hay : On the manner of Locomotion of the Dinosaurs especially Diplodocus with remarks on the origin of the Birds (*Proc. Wash, Acad. Sc.*, XII, 1910).

Écureuils et que nous les voyons accolés le long des arbres, nous comprenons très aisément l'étalement qu'a dû subir, au cours des générations, le corps des animaux qui menaient un genre de vie analogue, et cela pour la même raison que les Patelles de nos côtes, les Planaires et, en général, les animaux vivants appliqués sur des surfaces dont ils ne s'écartent pas, se sont étalés en quelque sorte, pour la même raison que les cellules des membranes séreuses ont pris la forme pavimenteuse que les histologistes connaissent bien. Cet étalement le long des troncs des arbres paraît, en effet, avoir été la cause première de la formation du patagium chez les arboricoles, et, si cet organe s'est conservé chez eux, c'est sans doute par le fait de la sélection naturelle, parce qu'il leur était éminemment utile pour passer d'un arbre à l'autre sans être obligés de rétourner sur le sol.

On ne rencontre jamais de patagium chez des animaux à existence exclusivement terrestre où il ne serait d'aucune utilité et constituerait même un obstacle à leur locomotion, cet organe étant purement passif et ne pouvant en aucun cas servir à l'animal à prendre son essor en partant directement du sol ; si, par le fait de facteurs morphogéniques quelconques, un semblable organe s'était développé chez un animal non arboricole, il est évident que la sélection naturelle l'eût fait disparaître.

Le propatagium et le métapatagium paraissent avoir la même origine, et on peut concevoir, en outre, que l'extension limitée des articulations du coude et du genou ; jointe à l'action amincissante de la pression aérienne, ait été aussi pour quelque chose dans leur production.

Quoi qu'il en soit, l'appareil patagial des Mammifères et Reptiles à parachutes, ainsi que celui des Chéiroptères et des Ptérosauriens, est d'origine arboricole, et c'est l'arboricolisme préexistant qui a rendu possible l'adaptation ultérieure de ces animaux à la locomotion aérienne.

Citons enfin, pour terminer, le cas très spécial de certains serpents arboricoles de Bornéo (*Chrysopelea ornata* Shaw) qu'a tout récemment décrits M. Shelford. Chez ces animaux arbori-

coles, le parachute n'est peut-être pas d'origine patagiale. Ils présentent dans leurs écailles ventrales des sortes d'articulations qui leur permettent d'aplatir et d'élargir leur corps en lui donnant ventralement l'aspect d'une gouttière concave.

Y parviennent-ils grâce à la contraction de muscles particuliers? cette déformation a-t-elle une origine purement passive, due à l'effet de la résistance de l'air? C'est ce que pour encore nous ignorons.

RÉSUMÉ D'ENSEMBLE ET CONCLUSIONS

Dans le groupe des Vertébrés l'arboricolisme s'exerce habituellement et principalement par les extrémités, exceptionnellement ou accessoirement par le rachis tout entier ou en partie.

En tant qu'il s'exerce par les extrémités, il peut affecter trois modes différents :

La marche ;

La préhension ;

La suspension.

Chacun de ces modes éthologiques détermine un type morphologique bien caractérisé.

I. — Le type marcheur.

Les arboricoles marcheurs, les moins spécialisés de tous, sont nécessairement, de ce fait même, ceux qui se rapprochent le plus, dans le groupe des Reptiles et celui des Mammifères, des formes primitives. Les premiers Reptiles et les premiers Mammifères devaient en effet présenter (et les données de la paléontologie paraissent confirmer cette hypothèse) un type d'adaptation synthétique qui les rendait capables notamment de marcher à la fois sur le sol et sur les branches des arbres.

La plupart des marcheurs arboricoles actuels paraissent dériver directement de types synthétiques primitifs, marcheurs à la fois arboricoles et terrestres.

Les moins spécialisés d'entre les marcheurs arboricoles sont, dans l'ensemble, peu différents des marcheurs quadrupèdes terrestres également les moins spécialisés ; comme eux ils sont plantigrades. En raison du fait que leur genre de vie impose à leurs membres antérieurs une certaine mobilité dans des sens variés, ils sont caractérisés, chez les Mammifères, par rapport aux animaux de cette classe spécialisés pour la marche terrestre, et, où par conséquent les membres antérieurs sont susceptibles de se mouvoir seulement d'avant en arrière, par une tête humérale plus rapprochée de la forme sphérique, par la présence d'une clavicule bien développée, par une certaine

tendance à l'aplatissement du thorax et du sternum d'avant en arrière et à l'augmentation de volume des muscles pectoraux superficiels, cette dernière corrélative d'une diminution de volume des muscles pectoraux profonds.

Les os de leurs membres sont courts et robustes ; le radius et le cubitus, généralement bien développés, sont susceptibles de se mouvoir dans une certaine mesure l'un par rapport à l'autre.

Au point de vue de leurs dimensions relatives dans le sens de la longueur et de la largeur, leurs rayons digités sont soumis aux mêmes lois morphogéniques que ceux des marcheurs terrestres.

La spécialisation fonctionnelle secondaire de l'extrémité se manifeste soit par l'allongement des griffes (Félidés arboricoles, Ursidés) ou des doigts (Iguanes par exemple parmi les Reptiles), soit par la production d'organes adhésifs (Damans, Geckos). La musculature des membres diffère peu en somme de celle des quadrupèdes marcheurs terrestres peu spécialisés.

Certains arboricoles marcheurs dérivent secondairement d'animaux spécialisés primitivement pour un autre genre de vie : le Dendrolague par exemple est un Kanguroo (marsupial sauteur terrestre) adapté à la vie dans les arbres. Son extrémité postérieure a repris de ce fait, dans la mesure du possible, et étant donnée la préexistence des modifications dues à l'adaptation antérieure, les caractères généraux de celle des Mammifères marcheurs arboricoles.

II. — Le type préhenseur.

Les arboricoles préhenseurs, dérivés sans doute de marcheurs synthétiques arboricoles et terrestres, sont caractérisés par la transformation des extrémités en pinces préhensiles, ce qui assure avec le substratum un contact plus solide que dans le cas précédent.

Tantôt cette disposition est réalisée par l'opposition d'un seul doigt, qui chez les Marsupiaux pédimanes, les Lémuriens, les Primates, les Oiseaux percheurs, par exemple, est toujours le doigt I (le cas du Lyriocephalus parmi les Reptiles étant mis à part), tantôt par l'opposition de plusieurs doigts, les rayons

digités tendant à se répartir également de part et d'autre de l'objet saisi, c'est-à-dire de la branche (Phascolarctus, seul exemple de cette disposition parmi les Mammifères, — Caméléon, — quelques rares Oiseaux).

Au point de vue du squelette et de la musculature thoraciques, les Mammifères arboricoles préhenseurs présentent l'exagération des caractères qui distinguent les Mammifères marcheurs arboricoles des marcheurs terrestres spécialisés. Il en est de même en ce qui concerne les os de l'avant-bras.

Les muscles des extrémités présentent des dispositions spéciales en rapport avec l'opposition d'ou ou plusieurs doigts (transformation des interosseux notamment).

Chez les plus spécialisés des préhenseurs par seule opposition du premier doigt les deux mors de la pince tendent à s'égaliser : le doigt 1 augmente de longueur et de dimensions transversales (ce caractère est surtout net chez certains Lémuriens), et, il en est de même des doigts extrêmes de la série, le doigt 4 en particulier (Marsupiaux) ; les doigts intermédiaires, par contre, devenus à peu près sans usage tendent à s'atrophier et à disparaître (Marsupiaux pédimanes, Perodictique parmi les Lémuriens). Ils sont déjà soudés chez un Gibbon, le Siamang. Chez certains Oiseaux on constate également les mêmes particularités.

L'adaptation à la préhension a aussi pour résultat la transformation des griffes en ongles plats. Au cours de la phylogénie, cette transformation intéresse d'abord le premier doigt, puis les derniers de la série, et, ce sont généralement les doigts intermédiaires qui, jouant au point de vue de la préhension un moindre rôle, conservent le plus longtemps leurs griffes acérées (Lémuriens).

Certains arboricoles préhenseurs, le Tarsier par exemple, sont dans une certaine mesure adaptés au saut : leur membre postérieur présente de ce fait un certain nombre de caractères adaptatifs communs avec celui des sauteurs terrestres (Kanguroos, Gerboises, Macroscélides).

Le Lyriocephalus parmi les Reptiles paraît présenter un cinquième doigt opposable par le fait de l'exagération d'une disposition morphologique existant déjà chez d'autres Sauriens, notamment les Iguanes.

III. — Le type suspendu.

Dérivant le plus souvent probablement aussi d'arboricoles marcheurs (il semble que ce soit notamment le cas des Paresseux), les Mammifères arboricoles suspendus paraissent présenter le stade ultime de l'adaptation à la vie dans les arbres.

Les Paresseux peuvent être considérés comme les types caractéristiques de cette catégorie ; la spécialisation adaptative atteint chez eux son maximum.

Leurs membres sont transformés en quelque sorte en crochets permanents et sont surtout caractérisés par la limitation de l'extension et la faible amplitude des mouvements articulaires ; dans certaines articulations de la main et du pied on observe même la soudure précoce des surfaces osseuses en contact ; la régression des muscles extenseurs accompagnée du développement excessif des fléchisseurs, est corrélative de l'ankylose des articulations de la région moyenne des extrémités. Ces dernières sont encore caractérisées par la disparition des doigts extrêmes de la série lorsque, sous l'influence des facteurs morphogéniques, les doigts en question s'étaient raccourcis au cours de l'adaptation précédente ; par l'égalisation des rayons digités jouant dans la suspension un rôle effectif ; par la compression bilatérale des griffes, leur développement excessif et leur incurvation, disposition compensatrice de l'ankylose des articulations de la région moyenne de l'extrémité. Secondairement, les Paresseux présentent en outre l'élargissement du bassin et la disparition de la courbure cervicale rachidienne, disposition en rapport avec l'attitude renversée qu'ils affectent dans les arbres.

Les extrémités postérieures des Chéiroptères également adaptées à la suspension présentent les mêmes caractères morphologiques généraux que les extrémités des Paresseux.

Il convient de mentionner enfin que certains Singes, arboricoles préhenseur par conséquent, paraissent présenter, par le fait de la perte du pouce, une tendance remarquable de l'extrémité antérieure à s'adapter à la suspension arboricole (Colobes, Atèles).

Le role de la queue dans l'arboricolisme.

Souvent dans l'arboricolisme réalisé par les extrémités la queue joue un rôle accessoire (certains Singes platyrrhiniens, certains Marsupiaux pédimanes, le Caméléon, etc.).

Dans la plupart des cas, elle devient alors préhensile et se caractérise chez les Mammifères par la présence d'une région dénudée et calleuse à sa face inférieure, le développement des os en V et l'hypertrophie des muscles fléchisseurs (Atèles).

D'autres fois, chez les Anomalures par exemple qui vivent souvent accolés le long des troncs des arbres, elle est ventralement garnie d'écailles dont l'extrémité est dirigée en arrière. Cette disposition a pour effet de donner à l'animal un point d'appui solide.

Parfois enfin l'arboricolisme est réalisé par la queue seule. C'est le cas des Hippocampes parmi les Poissons téléostéens.

Les Téléostéens arboricoles.

Un certain nombre de Poissons téléostéens benthoniques, d'origine nageuse par conséquent, sont plus ou moins adaptés secondairement à la vie arboricole.

Les deux principaux types à envisager sont le Periophthalmus et l'Hippocampe.

Le Periophthalmus est un Gobiidé secondairement adapté à une vie en partie aérienne et à une sorte de marche terrestre jusqu'à un certain point arboricole.

Je me suis borné à examiner les principales transformations morphologiques ressortissant de cette condition. Ce sont les suivantes : modifications de la nageoire pectorale dont les rayons deviennent rigides sur une certaine longueur ; cette nageoire tend en outre à se détacher en quelque sorte du corps, rappellant dans une certaine mesure par son aspect général le membre antérieur des vertébrés marcheurs terrestres ; rigidité des rayons de toutes les nageoires situées à la face ventrale du corps ; complication de l'appareil moteur de l'œil.

L'Hippocampe est plus intéressant encore, puisqu'il est adapté à l'arboricolisme au sein même du milieu liquide.

Il vit accroché dans les algues par sa queue devenue préhensile et affecte l'attitude verticale. Ses déplacements s'effectuent à l'aide de ses nageoires pectorales et dorsales (nage).

Possédant un certain nombre de caractères fondamentaux de l'adaptation à la vie benthonique, notamment l'aspect tourmenté de la surface du corps, et les dispositions anatomiques en rapport avec la respiration active, l'Hippocampe présente en outre les modifications suivantes strictement déterminées par son genre de vie spécial (arboricolisme) : queue subcylindrique et susceptible d'enroulement ; disparition complète de la nageoire caudale ; présence de courbures rachidiennes très analogues à celles de l'Homme également adapté à la station verticale ; insertion de la tête à angle droit sur le rachis, autre caractère de convergence avec le type humain ; modification de l'aspect morphologique général qui le fait s'écarter des autres Téléostéens pour ressembler au contraire à un Vertébré supérieur ; transformation et complication secondaire de la musculature en général, dont les éléments se disposent de façon à reproduire dans son ensemble les caractères généraux de la musculature des Vertébrés à mouvements plus complexes que ne le sont ceux des Poissons, des Mammifères en particulier. L'étude de ce processus de transformation de la musculature chez l'Hippocampe permet de saisir dans une certaine mesure la nature des causes qui ont pu présider à la morphogénie de l'appareil musculaire chez les Mammifères.

Les Syngnathes, moins différenciés que les Hippocampes pour la vie arboricole, permettent de les relier au type adaptatif général des autres Téléostéens.

Les types dérivés de l'adaptation arboricole.

Le cas des Paresseux, dont la spécialisation est considérable, pouvant peut-être être réservé, il ne semble pas que l'adaptation arboricole soit une adaptation terminale.

On peut estimer tout d'abord que les différents types adaptatifs des Mammifères, y compris les arboricoles préhenseurs et suspendus, dérivent nécessairement, en dernière analyse, d'organismes synthétiques marcheurs à la fois arboricoles et terrestres.

Parmi les types dérivés des arboricoles préhenseurs il convient de citer :

1° Les Marsupiaux actuels (Dollo), où tous les genres d'adaptation sont d'ailleurs représentés.

2° L'Homme, dérivé d'un Primate arboricole analogue aux Anthropoïdes d'aujourd'hui. Les principales modifications qui caractérisent le type humain par rapport au type arboricole primate sont : les transformations du pied qui s'est adapté à la marche plantigrade ; les conséquences morphologiques de la libération complète de la main (exagération des caractères que nous avons énumérés à propos du thorax et de sa musculature chez les arboricoles marcheurs et préhenseurs ; l'établissement des courbures rachidiennes, la courbure lombaire notamment : développement du crâne et du cerveau. Toutes ces transformations sont le résultat plus ou moins direct de l'adaptation du pied à la marche plantigrade et secondairement de l'acquisition de l'attitude verticale.

Les Cynocéphales peuvent être considérés jusqu'à un certain point comme des arboricoles préhenseurs en train de se réadapter à la marche quadrupède terrestre.

Les Myrmecophagidæ enfin, marcheurs terrestres et fouisseurs, paraissent dériver de types arboricoles suspendus qui auraient donné d'autre part, en se spécialisant davantage, les Paresseux actuels.

Les Reptiles et les Mammifères volants paraissent enfin dérivés d'animaux arboricoles.

Le patagium qui les caractérise est nettement d'origine arboricole (Edmond Perrier). Chez certains (Anomalures, Galéopithèques, certains Marsupiaux, certains Lémuriens (Beddard et Anthony), Dragon, etc.), il reste un parachute.

Chez d'autres, il devient un organe de vol actif (Chéiroptères et Ptérosauriens). Certains mêmes de ces derniers étaient secondairement adaptés au vol passif à voile.

On a enfin soutenu (Hay) que les Oiseaux eux-mêmes dérivaient directement de Reptiles arboricoles.



Bien qu'il contienne près de 250 pages, ce travail est loin d'être un exposé complet de la question. Le sujet est d'ailleurs trop étendu pour que l'on puisse songer à l'épuiser dans un seul Mémoire, et, c'est à dessein que je me suis restreint.

Mon seul but a été de synthétiser et de relier les unes aux autres mes recherches antérieures, de donner en quelque sorte, en me basant sur les données acquises par le fait d'autres ou de moi-même, parfois même sur des faits morphologiques actuellement classiques, mais dans certains cas insuffisamment ou mal interprétés, un plan d'étude pour les recherches à venir.

C'est volontairement aussi que je ne me suis point engagé dans une bibliographie compliquée, qui eût été fastidieuse, me bornant dans la plupart des cas à citer en bas de pages les travaux des auteurs qui me paraissaient avoir un intérêt général. C'est à dessein encore que j'ai passé brièvement sur les détails anatomiques trop particuliers, me bornant à faire une étude plus complète des caractères d'adaptation que j'ai jugés les plus importants au point de vue général, ceux des Paresseux et de l'Hippocampe par exemple.

Un grand nombre de questions qui se rattachent à cet exposé exigent encore des études plus approfondies, dont quelques-unes d'ailleurs ont été entreprises au laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum.

C'est ainsi que j'ai eu le vif plaisir de voir un de mes élèves, M. Vallois, s'inspirant aussi des théories néolamarckiennes, faire une étude anatomique et morphogénique plus complète de certains caractères des arboricoles sauteurs du groupe des Lémuriens et du Tarsier qui présente le même type d'adaptation. Son premier Mémoire sur ce sujet, lu récemment à la Société d'Anthropologie de Paris, sera imprimé sous peu.

Avec M. Vallois aussi, j'ai entrepris l'étude détaillée du pied préhensile très particulier du Cheiromeles, le seul Chéiroptère à pouce opposable.

Enfin, avec M. Bortnowsky, un travailleur également du laboratoire d'Anatomie, j'ai tout récemment commencé un ensemble de recherches sur le patagium des Mammifères.

Peu à peu, de cette façon, par nos efforts ou par ceux d'autres anatomistes, les desiderata que comporte cette question ont quelques chances de se restreindre, et, mon but sera atteint si j'ai pu poser un certain nombre de problèmes, laissant à d'autres le soin de les solutionner.

Je tiens en terminant à remercier bien vivement toutes les personnes qui m'ont procuré des documents et plus spécialement MM. les professeurs Boule, Roule et Trouessart qui ont bien voulu mettre à ma disposition les collections de leurs chaires.

Nota. — Au moment ou je corrigeais mes épreuves, il a paru en librairie un livre de M. Abel, remarquable au double point de vue de la tendance et de la documention : Grundzüge der Palæobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.

Un chapitre est consacré à l'adaptation arboricole ; la question est nécessairement très succinctement traitée, mais j'ai eu néanmoins le plaisir de constater que, sur les faits fondamentaux, le savant paléontologiste et moi sommes d'accord.

APPENDICE

Un certain nombre de réflexions m'étant venues à la lecture de mes épreuves en pages, il m'a paru indiqué de les consigner dans cet appendice, pensant qu'elles pourront peut-être contribuer à préciser, à compléter, parfois même à rectifier dans quelque mesure certains points de mon texte.

Page 103. — Au cours de l'impression de ce mémoire, l'amabilité de M. le D[r] Henri Martin m'a procuré l'avantage d'étudier l'encéphale de l'Homme fossile de La Quina. J'ai publié à ce sujet les deux notes préliminaires suivantes destinées à être suivies d'un mémoire plus complet.

α. L'encéphale de l'Homme fossile de La Quina (*C. R. Acad. Sc.* Paris, 1[er] juillet 1912).

β. The Brain of the La Quina fossil man (*British Association. Section H.* Dundee, 1912).

Comme celle de l'encéphale de l'Homme de La Chapelle-aux-Saints antérieurement publiée en collaboration avec M. M. Boule, cette étude se rattache d'une façon plus ou moins directe à la question qui fait l'objet de ce mémoire.

Les données générales qui en découlent au point de vue présentement envisagé sont d'ailleurs identiques à celles qu'a fournies l'étude de l'encéphale de l'Homme de La Chapelle.

Page 111. — En matière de systématique, l'importance des données embryogéniques ne peut être méconnue.

Il semble cependant que Giard, dans la phrase que j'ai citée en bas de page, n'ait pas suffisamment précisé le rôle véritable qu'il convient de leur attribuer à cet égard. L'embryogénie semble devoir être pour le systématicien un peu ce qu'est l'écueil pour le navigateur. S'il faut bien la connaître, c'est surtout afin de pouvoir l'éviter. Edm. Perrier et Ch. Gravier (La Tachygénèse. *Ann. des Sciences natur., Zoologie*, 1902, pages 141 et 142) ont suffisamment bien exprimé et développé cette pensée : « la faire intervenir (l'embryogénie), concluent-ils,

dans la constitution des grandes coupures du Règne animal, ce serait s'exposer à tous les cercles vicieux... c'est prendre les choses à rebours. »

Page 115. — Il n'est nullement dans ma pensée de nier l'intérêt, l'importance et la grande portée des études sur les modes possibles de transmission des variations dont les causes nous échappent. Les remarquables résultats obtenus dans cet ordre d'idées au cours de ces années dernières, ceux du professeur Bateson en Angleterre notamment, suffisent amplement à démontrer combien cette voie peut être fertile. Il est hors de doute cependant que le problème que soulève ce genre d'études est tout différent de celui que nous envisageons ici, à savoir la recherche des facteurs qui ont pu présider à l'établissement des grands types d'organisation.

C'est trop souvent que la différence essentielle qui existe entre ces deux points de vue échappe aux biologistes qui écrivent sur les questions d'évolution.

Page 123. — Si les Chéiroptères paraissent en effet spécialisés pour la locomotion aérienne d'une part et la suspension arboricole de l'autre, il ne semble pas cependant qu'ils aient atteint dans l'une ou l'autre de ces adaptations le degré de spécialisation ultime. En ce qui concerne la locomotion aérienne, aucun, pas même les Macrochéiroptères, qui, à certains égards, présenteraient peut-être cependant quelques tendances à évoluer dans cette direction, n'est adapté au vol à voile qui semble être le mode le plus spécialisé de la locomotion dans l'air. Le vol à voile caractérise par contre, on le sait, beaucoup d'Oiseaux, et, les derniers représentants du groupe des Ptérosauriens présentaient aussi le type adaptatif correspondant à ce genre de locomotion. En ce qui concerne la suspension arboricole, les caractères d'adaptation des Chéiroptères sont également bien moins accusés que ceux des Paresseux.

Page 132. — Le terme de grimpement me paraît devoir servir à caractériser exclusivement la locomotion le long des troncs verticaux. Tous les arboricoles marcheurs, préhenseurs

ou suspendus sont nécessairement aptes à grimper ; et leur mode de grimpement ne paraît guère différer. C'est pour cette raison que je ne me suis pas attaché à étudier en détail ce mode de locomotion, qui n'est en somme dans tous les cas qu'exceptionnel.

Pages 136 et 137. — Au point de vue de l'aptation immédiatement préexistante, il ne semble pas que le cas des Chéiroptères soit assimilable à celui des Paresseux. Si ces derniers paraissent provenir de formes terrestres, les premiers sembleraient plutôt provenir de formes adaptées à la préhension arboricole, comme tendent à le démontrer des études que M. Vallois et moi poursuivons actuellement sur le pied de ces animaux.

Page 142. — Il me semble que la présence de la clavicule constitue chez les Mammifères, et c'est d'ailleurs aussi l'avis de Matthew ainsi que de beaucoup d'autres auteurs, un caractère essentiellement primitif. Elle existe bien développée chez les Insectivores. « All known members of the order, dit Flower, page 253 (An introduction of the osteology of the Mammalia. London, 1885) have large clavicles with the exception of Potamogale a rare aquatic form from West Africa. »

Si l'on admet que les premiers Vertébrés terrestres, prédécesseurs des Mammifères primitifs de type synthétique et plus ou moins adaptés, par conséquent, à l'arboricolisme, aient possédé un muscle unique comparable au mastoïdo-huméral des marcheurs terrestres spécialisés, et, reliant la tête au bras, on peut concevoir qu'une clavicule se soit développée à l'intérieur de ce muscle par le fait de la grande amplitude des mouvements de l'épaule. Lorsque, en effet, chez un animal ainsi constitué, le membre antérieur tend à se placer parallèlement à la tête, le grand muscle en question se replie sur lui-même au niveau de l'épaule, et si, dans cette position, le membre antérieur exécute quelque mouvement que ce soit, la partie du muscle située distalement par rapport à la plicature tend à se contracter individuellement et indépendamment du reste. Il en est de même de la portion proximale du muscle lorsque la tête se déplace. De cet état de choses, il résulte nécessairement une segmentation transversale du muscle au niveau de l'épaule. Ce doit être l'origine de la cla-

vicule qui augmente de volume chez les types où la liberté du membre antérieur s'accentue, l'Homme et les Anthropoïdes par exemple, qui régresse au contraire chez ceux qui se spécialisent pour la marche quadrupède terrestre. Tous les marcheurs quadrupèdes terrestres actuels, même les plus spécialisés, comme le Cheval, présentent actuellement, en effet, le vestige fibreux d'une clavicule à l'intérieur du mastoïdo-huméral.

Pages 164 et 165. — Le Dendrolague n'est pas, en réalité, un pur marcheur arboricole. Provenant d'un sauteur terrestre, il a conservé, notamment dans son attitude, quelque chose encore du Kanguroo. Ce que l'on peut exactement dire, c'est qu'il tend de plus en plus à s'en éloigner pour retourner au type marcheur.

Page 179. — Il semble assez malaisé d'expliquer comment le premier doigt a pu devenir opposable. Tout d'abord, il paraît, impossible de ne pas accorder que les arboricoles préhenseurs dérivent de formes également arboricoles mais marcheuses.

Supposons que chez des arboricoles marcheurs primitifs la première tendance à la spécialisation se soit manifestée par l'allongement des rayons digités, ainsi que cela s'observe chez les Iguanes, par exemple, parmi les Reptiles. Dans ces conditions, les doigts tendent à s'écarter et à embrasser en quelque sorte la branche. Étant données l'étroitesse et la forme arrondie de cette dernière, la paume ou la plante des extrémités se trouve nécessairement plus ou moins dirigée en dedans. On conçoit comment, dans ces conditions, il se fait que les doigts les plus externes tendent à s'appliquer en dehors alors que les doigts les plus internes, et le premier en particulier, tendront à se placer en dedans. L'écartement du premier doigt en résulte nécessairement.

Page 186. — On dit souvent (voir à ce sujet notamment L. Dollo : Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? *Miscell. biol.* 1899, page 194) que, lorsque chez un animal à premier doigt préhensile une ou deux griffes se sont conservées, c'est pour l'entretien de la fourrure. N'est-il pas plus simple d'admettre que si les doigt 2 et 3 (ou 2 seulement)

ont conservé leurs griffes dans certains cas, les autres doigts ayant perdu les leurs, c'est en raison de ce fait que ce sont précisément les doigts 2 et 3 qui jouent au point de vue de la préhension le rôle le moins important.

Page 189. — Il serait intéressant de rechercher, par la dissection des muscles notamment, si le rayon 5 du Lyriocephalus est *véritablement* opposable. Son écartement, en tout cas, de la série digitée semble être la conséquence de l'allongement des autres doigts et peut également être considéré comme en rapport avec la forme spéciale du substratum (section arrondie de la branche).

Page 194. — Bien que constituant un type très primitif de Primates se rattachant au groupe des Anaptomorphidæ fossiles et pouvant être considéré comme le plus près actuellement de la souche commune des Primates et des Lémuriens, le Tarsier présente les caractères d'une adaptation secondaire au saut. Les Macroscelides sont d'ailleurs à peu près dans le même cas. Appartenant au groupe très primitif des Insectivores, ils se sont adaptés également au saut sans perdre, néanmoins, la plupart de leurs caractères archaïques.

Pages 204 et 205. — Un dernier mot à propos de la vitesse des Paresseux à terre. Dans son article de la *Revue scientifique* du 24 avril 1909 M. Ménegaux dit encore, en parlant d'un Aï : « M. Forbin estime qu'en sept à huit heures il avait parcouru plus de 500 mètres. » J'ai eu la curiosité de calculer cette allure: cela fait à peu près 1 mètre par minute.

Page 284. — Astragale est du masculin, c'est par le fait d'un simple lapsus provenant d'une sorte de suggestion auditive que je l'ai mis au féminin.

Page 308. — Il semble bien que ce soit la libération de la main de toute fonction locomotrice qui, en multipliant les contacts de l'individu avec le milieu, ait été la cause première de la tendance à l'expansion du cerveau chez l'homme. Mais,

si cette expansion est devenue possible, c'est, à mon avis, surtout grâce à la régression des muscules temporaux et de la nuque. Cette dernière a été de plus la cause directrice, si l'on peut dire, de l'établissement de la forme cranienne et de la forme encéphalique.

Page 317. — Le nom spécifique de Microcebus minor E. Geoffr. est-il bien celui qui doit être appliqué à l'animal *muni d'un patagium* dont il est question ici? La question mériterait d'être examinée. Mais il ne m'a pas paru indiqué de la soulever dans un travail d'anatomie générale.

Page 322. — Comme nous l'avons déjà dit, l'adaptation au vol à voile est le terme ultime de l'adaptation à la locomotion aérienne. Elle s'observe chez les derniers Ptérosauriens et chez quelques Oiseaux ; les Chéiroptères moins évolués ne présentent pas de types de cette adaptation.

TABLE DES MATIÈRES

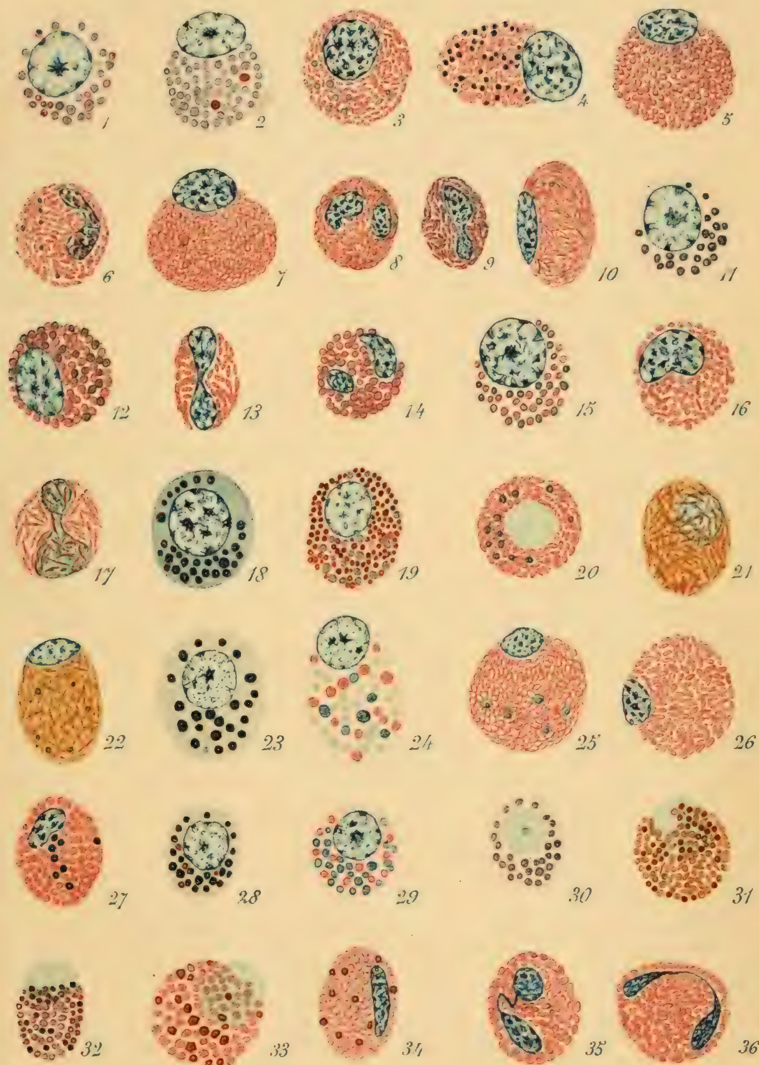
TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

15365-11. — Corbeil. Imprimerie Crété.



Kollmann del.   Imp. L. Lafontaine, Paris.   Reignier lith.

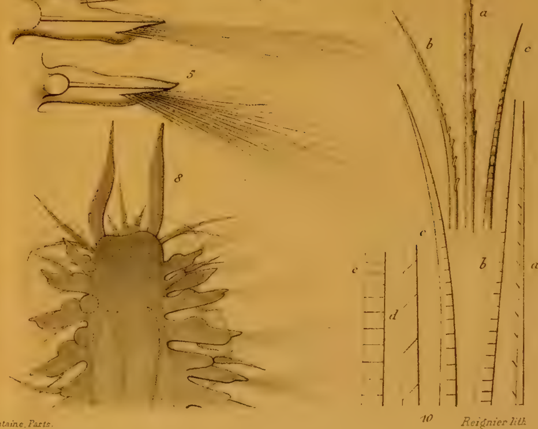
Leucocytes des Reptiles et des Oiseaux.

Masson & Cie éditeurs.









C. Viguier delt. Imp. L. Lafontaine, Paris. Reignier lith.

Aphroditiens pélagiques.

Masson & Cie éditeurs.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

SÉRIE

TOME

Année 19

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain (6e)


MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02526